Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen

von

Emma Jacobsson-Stiasny.

(Mit 1 Tabelle.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 25. Juni 1914.)[1]

Es ist seit langer Zeit bekannt, daß die Endospermbildung der Angiosperme auf verschiedene Weise vor sich gehen kann und hat auch demgemäß seinen terminologischen Ausdruck gefunden. In der neueren Literatur unterscheidet man allgemein zwischen nuclearem und zellularem Endosperm. Diese Unterscheidung ist jedoch nicht neu, sondern sie greift lange zurück. Schon im Jahre 1859 hat Hofmeister das zellulare Endosperm in etwas langschweifiger Terminologie als »ursprünglich einzelliges, nur durch Zellenteilung wachsendes Endosperm« bezeichnet; später dürfte es Strasburger gewesen sein, der für das nucleare Endosperm den Namen »freie Endospermbildung« der freien Zellbildung entsprechend gebildet hat.

Die jetzt gebräuchliche Terminologie nucleares und zellulares Endosperm dürfte trotz ihrer allgemeinen Anerkennung ihre großen Nachteile haben. Wenn man sich nämlich an den durch sie unmittelbar erweckten Vorstellungsinhalt hält, so scheint der Unterschied zwischen den beiden Arten des

---

[1] Anmerkung. Das vorliegende Manuskript wurde mir im Jänner 1913 zwecks Vorlage an die Kaiserliche Akademie in Wien überreicht. Verschiedene Umstände verhinderten mich daran, diese Vorlage früher zu bewerkstelligen.

Wien, im Februar 1914. Prof. Dr. R. v. Wettstein.

Endosperm, wie es auch der allgemein gegebenen Definition entspricht, ausschließlich in dem Besitz, respektive in dem Fehlen von Zellwänden oder in dem Zeitpunkt der Wandbildung zu liegen. Eine Unterscheidung würde daher in Anbetracht dessen nicht so bedeutungsvoll sein, als das Auftreten von Zellwänden auch im nuclearen Endosperm selbst variiert. Der Unterschied zwischen den beiden Arten des Endosperms tritt jedoch schärfer hervor, wenn man nicht nur den Zeitpunkt ihrer Wandbildung, sondern auch die Orientierung der Zellwände berücksichtigt. Während dieselben nämlich im nuclearen Endosperm immer regellos auftreten, sind sie im zellularen Endosperm fast ausnahmslos in bestimmtem Sinne orientiert. Wenn man nun bei Betrachtung des Endosperms diese beiden Merkmale, nämlich den Zeitpunkt der Wandbildung und ihre Orientierung, berücksichtigt, so zeigt es sich, daß innerhalb der Angiospermae nicht nur die Grenzfälle, sondern auch alle Übergangsstufen zwischen den beiden äußersten Grenzformen der Endospermentwicklung auftreten. Es finden sich nicht nur Vertreter, deren Endosperm durch das vollkommene Fehlen oder das späte, regellose Auftreten von Zellwänden charakterisiert sind und solche, bei denen jeder Kernteilung unmittelbar eine bestimmt orientierte Wandbildung folgt, sondern auch die ganze Stufenleiter der Zwischenformen.

In den Begriff des *nuclearen Endosperms* fallen, wie bereits erwähnt, ebenso diejenigen Gewebe, die niemals Zellwände ausbilden, wie jene, bei welchen Wandbildung erst nach einem mehr oder weniger langen Zeitraum der Kernteilung folgt.

Noch viel weniger einheitlich als dieser, ist der Begriff des *zellularen Endosperms*, der eine ganze große Formenreihe umfaßt. Als einfachster, vom nuclearen Endosperm unmittelbar abzuleitender Fall erscheint derjenige, wo das Gewebe ohne fixierte Teilungsrichtung mit einer der Kernteilung unmittelbar folgenden Wandbildung beginnt. Demgegenüber steht eine große Mannigfaltigkeit von Fällen mit orientierter Wandrichtung. Diese Orientierung kann entweder nur für die erste Teilung oder auch für mehrere oder zahlreiche

folgende gelten. Im erstgenannten Falle kann diese Wandrichtung wie bei manchen *Peperomia*-Arten konstant vertikal oder schief sein oder sie kann endlich horizontal, d. h. normal zur Makrosporenachse verlaufen, so daß nach Coulter und Chamberlain's Ausdruck ein zweikammeriger Embryosack entsteht. Diese beiden Kammern können sich nun gleichartig weiter entwickeln und, wie z. B. bei *Viscum*, beide ausschließlich zellulares oder, wie bei den *Pontederiaceae*, nucleares Endosperm liefern oder sie verhalten sich verschiedenartig. In diesem Falle können wieder beide, und zwar die obere nucleares, die untere zellulares Endosperm liefern, wie bei den *Bromeliaceae*, oder es kann eine der beiden Kammern zu einem Haustorium auswachsen, die andere allein das Endosperm entwickeln. Auch hier muß man wieder insofern verschiedene Modifikationen unterscheiden, als dieses Haustorium entweder aus der oberen oder der unteren Kammer hervorgehen kann. Der zuerst beschriebene Fall findet sich bei den *Nymphaeoideae* und *Burmanniaceae* mit dem Unterschied verwirklicht, daß die letzteren das Endosperm der oberen Kammer nuclear, jene dagegen zellular weiterentwickeln. Während in all den bisher besprochenen Fällen nur die erste Zellwand eine bestimmte Orientierung aufweist, erscheinen in einer großen Zahl verschiedener Entwicklungsformen auch später auftretende Wände bestimmt orientiert. Diese Anlage weiterer horizontaler Zellwände kann nun in beiden Kammern so lange gleichmäßig erfolgen, bis ein strickleiterartiges Stadium eingetreten ist, wie es sich z. B. bei den *Anonaceae* findet. Es kann aber auch sein, daß diese Zellteilung nur in der jeweilig oberen Kammer erfolgt, so daß die auf diese Weise entstehenden Zellen von der Chalaza zur Mikropyle an Größe abnehmen. Dies ist bei den *Ceratophyllaceae* der Fall. Die Makrospore kann aber auch zuerst durch zwei Horizontalwände in drei Kammern zerlegt werden, deren mittlere allein das Endosperm liefert, wie es bei einzelnen *Scrophulariaceae* beobachtet wurde.

Diese kurze Darstellung der wichtigsten Formen zellularer Endospermbildung soll keineswegs ein Bild der ganzen Mannigfaltigkeit geben. Sie zeigt aber wohl genügend, daß der Begriff zellulares Endosperm eine Reihe sehr verschiedenartiger

Gewebe umfaßt, die eigentlich nur das erste Teilungsstadium gemeinsam haben. Bei der hier gegebenen Zusammenstellung handelte es sich vor allem darum, zu zeigen, daß mit der Bezeichnung zellulares Endosperm nicht nur auf solche Gewebe hingewiesen wird, die während ihrer ganzen Entwicklung zellular wachsen, sondern auch auf solche, die diesen Teilungsvorgang nur während einer bestimmten Zeit zeigen. Coulter und Chamberlain haben in ihrem grundlegenden Werke bereits eine Zusammenstellung der Modifikationen gegeben, in welchen der gekammerte Embryosack zur Ausbildung gelangt; da dieselbe jedoch von einem anderen Gesichtspunkt aus gegeben war und daher einige in dem hier gegebenen Zusammenhang wesentliche Momente unberücksichtigt läßt, so schien diese kurze Übersicht trotzdem angezeigt zu sein. Sie läßt wohl jedenfalls ersehen, daß die Terminologie zellulares und nucleares Endosperm keine morphologisch eindeutigen Begriffe ausdrückt. Ein solches einseitiges terminologisches Fixieren von Grenzfällen, wie es hier vorliegt, ist dort, wo es sich um eine ganze Formenreihe handelt, zwecks schnellerer Orientierung gewiß oft notwendig. Sie ist daher, wenn man nicht nur der Nomenklatur folgt, sondern sich auch des Inhaltes der Begriffe bewußt ist, auch wertvoll. Umsomehr muß aber hervorgehoben werden, daß die Anwendung der Nomenklatur selbst, ohne genaue Kenntnis ihres Inhaltes, außerordentlich leicht zu falschen Schlußfolgerungen führen kann.

Wenn man der oft aufgeworfenen Frage nähertreten will, ob der Verschiedenartigkeit der Endospermbildung eine phylogenetische Bedeutung zukomme, so schien es zuerst notwendig, den Inhalt dieser Begriffe ein wenig näher zu präzisieren.

Was nun diese phylogenetische Bedeutung der verschiedenen Formen des Endosperms bei den Angiospermen betrifft, liegen in der Literatur ganz verschiedenartige Urteile vor. Dies ist wohl nur dadurch zu erklären, daß in den meisten Fällen bereits auf Grund eines engen Beobachtungsgebietes Resultate gezogen werden, während in einer solchen Frage nur der Überblick über weite Formkomplexe die Möglichkeit schafft, zu einem gültigen Urteil zu gelangen. Ein Hauptargument gegen die phylogenetische Bedeutung dieses Merkmals bilden

die Befunde Johnson's bei den *Piperaceae*, die diesen Forscher selbst zu der Bemerkung veranlaßt haben: »The striking difference in the mode of formation of the endosperm in these *(Piper, Heckeria, Peperomia)* related genera shows again as has been demonstrated by Hofmeister and Hegelmaier that characters of this kind are often of no value as indication of relationship.« Er scheint daher den phylogenetischen Wert dieses Merkmals mit diesen Worten nicht überhaupt, sondern nur für die von ihm und den angeführten Forschern untersuchten Familien leugnen zu wollen, während er diese Einschränkung an einer anderen Stelle, wo er sich gegen eine im entgegengesetzten Sinne gemachte Äußerung Cook's wendet, beiseite läßt.

Wenn die Resultate Johnson's bei den Piperaceen aber auch wirklich in der von ihm gegebenen Fassung anerkannt werden müßten, wenn tatsächlich zwischen den von ihm geschilderten Endospermbildungen innerhalb dieser Familie keine Übergänge zu finden wären und wenn sich auch bei anderen Verwandtschaftskomplexen das gleiche zeigen sollte, so dürften diese Einzelfälle wohl kaum als Argument gegen die Verwendbarkeit dieses Merkmals überhaupt angesehen werden. Auch andere vorzügliche Merkmale lassen in vielen Fällen im Stiche und für manche scheinbare Ausnahmsfälle kann später eine Erklärung gefunden werden.

Hegelmaier, auf den Johnson hinweist, spricht sich in dieser Frage in ganz anderem Sinne mit folgenden Worten aus: »Die Tatsache der teilweisen Koinzidenz der Endospermverhältnisse mit systematischenVerwandtschaftsgraden ist längst bekannt; aber selbst Endospermbildung durch Teilung im engsten Sinne kommt bekanntlich mitunter bei Verwandtschaftskreisen vor, an deren nahe Beziehung zu solchen, bei welchen Zellbildung nach vorheriger freier Vermehrung der Kerne stattfindet, nicht wohl jemand zweifeln wird. Wenn aus Fällen dieser Art von einzelnen Seiten umgekehrt Schlüsse gegen das Bestehen dieser Verwandtschaft gezogen worden sind, so liegt hier ein Überschuß eines sicherlich stets zu berücksichtigenden, aber doch nicht oberste Gültigkeit beanspruchenden systematischen Behelfes vor.« Hegelmaier wendet

sich mit diesen Worten nicht gegen die phylogenetische Verwertung dieses Merkmals überhaupt, sondern nur gegen eine unkritische Überschätzung und eine falsche Verwertung desselben. Wiewohl das Verhalten großer Verwandtschaftskreise in dieser Hinsicht konstant ist, so finden sich auch zahlreiche Formengruppen innerhalb derer in dieser Hinsicht große Bewegung herrscht und eine Umwandlung des einen Typus in den andern stattfindet. Diese Umwandlung kann naturgemäß auch innerhalb einer Familie fallen und es wäre daher gewiß ein großer Fehler auf Grund einer diesbezüglichen Verschiedenheit auf das Fehlen einer systematischen Zusammengehörigkeit schließen zu wollen. Die Formen der Endospermbildung sind ja auch, wie dargelegt, nicht so extreme Gegensätze wie die Terminologie, nucleares und zellulares Endosperm ausdrückt, sondern durch zahlreiche Übergänge verbunden. Wenn beide Formen der Gewebebildung innerhalb einer Familie auftreten, so werden sich auch Übergänge finden, die der systematischen Zusammengehörigkeit entsprechen. Manche Schwierigkeit wird sogar direkt nur durch die Terminologie geschaffen. So dürfte sich für die verschiedenen Formen der Endospermbildung bei den Piperales ein Zusammenhang ergeben. Aber selbst, wenn man dies leugnen sollte, so dürfte es wohl nicht angebracht sein, den phylogenetischen Wert eines Merkmals nur negativ, durch Hinweis auf wenige Gruppen, wo es im Stiche läßt, zu bestimmen. Man wird wohl, wie diese Arbeit darzulegen bestrebt ist, auf eine positivere Art, durch Vergleich der diesbezüglichen Verhältnisse innerhalb der gesamten Angiospermen eher zu einem allgemein gültigen Urteil gelangen können.

Trotzdem kann auch das hier gegebene Resultat keineswegs als abgeschlossen betrachtet werden, da es bei weitem noch nicht möglich war, einen Einblick in die gesamte, große embryologische Literatur zu gewinnen und da auch sonst zahlreiche Lücken bestehen, deren Ausfüllung sehr wünschenswert wäre.

Eine weitere, häufig aufgeworfene Frage ist die, welche Form der Endospermbildung die phylogenetisch ältere sei. Auch in der Beantwortung dieser Frage stimmen die in der Literatur

niedergelegten Angaben keineswegs überein. Coulter und Chamberlain scheinen anzunehmen, daß die zellulare Endospermbildung ursprünglich, die nucleare abgeleitet sei, da sie sagen: «Even when the endosperm beginns with free nuclear division a rudimentary plate often appears suggesting derivation from an endosperm in which nucleardivision was followed by cellformation.« Ebenso meint Campbell: »The early development of a solid endosperm seems to be a pretty constant character in all the forms yet examined and is an important one. A comparison with the prothallial tissue of Isoetes eller Selaginella is inevitable and it probably represents a primitive condition as compared with most Angiospermes.« Dagegen meint Schmid, dessen Arbeit auch Campbells Zitat entnommen ist, daß Endospermbildung durch bloße Zellteilung sich nicht nur bei zahlreichen Dicotyledonen, sondern auch bei vielen Monocotyledonen findet und daß man sie daher wohl kaum als primitiven Typus auffassen könne, wie Campbell es für die Araceen tut. Wir können daher ersehen, daß auch in Beantwortung dieser Frage große Meinungsverschiedenheit herrscht.

Ein wirkliches Bild der bestehenden Verhältnisse kann aber weder eine theoretische Überlegung noch die Betrachtung einzelner Formenkreise ergeben, es kann nur aus dem Einblick in das Verhalten ausgedehnter Formenkomplexe resultieren. Ein solches ergibt, daß die Entwicklung dieses Merkmals keineswegs in Form einfacher gerader Linien erfolgt, so daß der eine Typus stets der ursprüngliche, der andere abgeleitet ist, sondern daß man in den verschiedenen Entwicklungsrichtungen zuerst eine Umwandlung in einem bestimmten Sinne, dann aber oft wieder eine Rückkehr zum alten Typus beobachten kann. Auf diese Weise zeigen oft Formen ganz verschiedener Entwicklungsstufen das gleiche Verhalten. Dieses erscheint jedoch in dem einen Fall als ursprünglich, in dem anderen Fall als abgeleitet.

Da die Monochlamydeen mit Ausschluß der *Santalales* und *Piperales*, so weit die bisherigen Befunde, respektive auch die Literatureinsicht reicht, ausnahmslos nucleares Endosperm aufweisen, dürfte dieser Typus bei den *Angiospermae* wohl als der ursprüngliche anzusehen sein.

Was die von Coulter und Chamberlain unterschiedenen morphologischen Typen zellularen Endosperms betrifft, so soll ihnen nach der Meinung Lotsys keine phylogenetische Bedeutung zukommen. Ob dieselben jedoch trotzdem bis zu einem gewissen Grade für systematische Zwecke verwertet werden können, indem sich Übergänge finden lassen, wurde von mir leider in vielen Fällen zu beobachten verabsäumt. So weit berücksichtigt scheint dies jedoch stets der Fall zu sein.

Ebensowenig wurden in diese Betrachtung die Hegelmaierschen Typen des nuclearen Endosperms einbezogen, deren systematische Bedeutung vielleicht doch nicht so gering ist, wie es bei oberflächlicher Betrachtung erscheint. Eine eingehende Prüfung dieser Frage wäre jedoch wohl undurchführbar gewesen, weil in den meisten Fällen diesbezügliche Angaben fehlen.

Vor Besprechung der haustorialen Bildungen, die gleichfalls in diesem Zusammenhange behandelt werden sollen, erscheint es vor allem notwendig darzulegen, was unter einem Haustorium verstanden wird, da diese Bezeichnung in verschiedenem Umfange angewendet wurde. Dieses Organ erscheint einerseits morphologisch, andrerseits physiologisch charakterisiert.

Morphologisch ist es vor allem durch das außerordentliche Wachstum einer einzigen oder mehrerer Zellen ausgezeichnet, wozu in manchen Fällen die Ausbildung mehr oder weniger entwickelter, häufig mycelartiger Ausstülpungen und eine starke Vergrößerung einzelner Kerne hinzutreten kann. Die beiden letztgenannten Merkmale sind jedoch nicht allgemeine Kennzeichen haustorieller Bildungen, da sich einerseits Fälle finden, wo außerordentlich komplizierte mycelartige Verzweigungen, aber überhaupt keine Kerne auftreten, wie bei manchen *Crassulaceae* und *Orchideae*, oder andrerseits wieder Fälle beschrieben worden sind, die wohl mächtige, hypertrophierte Kerne, aber keine Ausstülpungen besitzen.

Was die Funktion des Haustoriums betrifft, so dürfte auch diese verschiedenartig sein, vor allem aber in der Nahrungsaufnahme aus dem umliegenden Gewebe bestehen, die durch das starke Wachstum der Zellen ermöglicht ist.

Außer dieser allgemein verbreiteten Funktion besitzt das Haustorium insbesondere dort, wo eine große Vakuole, De Bruyne's »vacuole nutritive« zur Ausbildung gelangt, die Fähigkeit der Nahrstoffspeicherung, respektive Nahrstoffleitung, die wahrscheinlich innerhalb einer einzelnen, stark turgeszenten Zelle schneller erfolgt, als durch zahlreiche Membranen hindurch. Außer diesen Funktionen, die es zu erfüllen hat, dürfte das Haustorium vielleicht auch bei der chemischen Umwandlung der zugeführten Nahrungstoffe eine Rolle spielen.

Es erscheint jedenfalls notwendig in den Begriff des Haustoriums womöglich nur jene Bildungen aufzunehmen, die einerseits eine verstärkte physiologische Funktion, andrerseits bedeutendes Wachstum zeigen, da bei einer ausschließlichen Berücksichtigung eines dieser beiden Momente der Umfang des hier Verstandenen zu groß wird. Es wurden daher in diesem Zusammenhange z. B. jene Fälle nicht besprochen, wo die Antipoden ihre normalen Dimensionen beibehalten, aber eine starke Vermehrung aufweisen und daher höchstwahrscheinlich auch bedeutende physiologische Funktionen besitzen. Dieses Gewebe muß dann nach Goebel's Ausdruck wohl als »Organ mit haustorieller Funktion« aufgefaßt, darf aber infolge der fehlenden Vergrößerung nicht als Haustorium bezeichnet werden.

Die Haustorien treten je nach ihrer morphologischen Wertigkeit entweder schon vor oder unmittelbar nach der Endospermbildung auf und können entweder noch im reifen Samen persistieren oder zu einem verschiedenartigen Zeitpunkt durch das vorrückende Endosperm verdrängt werden, Es sind auch einzelne Fälle beschrieben, wo diese Bildungen durch einen eigenen Mechanismus wieder abgeschnürt werden. Bei Utriculariaceen und *Trapella* erfolgt dies durch die Entwicklung plattenförmiger, verkorkter Zellen, bei den *Linaceae* durch Nucellarzellen, die durch starke Querstreckung die Ränder der Makrospore an einer Stelle aneinanderschieben. Die *Bicornes* dagegen sind wieder durch die außerordentliche Persistenz der Haustorien charakterisiert, die durch sekundäre, in ihrem Innern gerüstartig auftretende Zellulosebalken vor dem Collabieren geschützt werden.

Die Haustorien treten entweder an der Mikropyle oder an der Chalaza auf und werden daher rein topographisch in Mikropylar- und Chalazahaustorien unterschieden. Diese Einteilung berücksichtigt die morphologische Wertigkeit dieser Bildungen überhaupt nicht.

Vom morphologischen Standpunkt aus hat man bisher nur zwischen Synergiden-, Suspensor- und Antipodialhaustorium klar unterschieden, dagegen wurde die Vergrößerung der ganzen Makrospore ebenso wie die Vergrößerung einzelner Endospermzellen in gleicher Weise als Endospermhaustorium bezeichnet. Nur Goebel hat auch den Ausdruck Makrosporenhaustorium eingeführt. Er hat diesen Begriff jedoch dem Endospermhaustorium nicht als gegensätzlich gegenübergestellt. Dies ist daraus zu ersehen, daß er die häufige Verbreitung dieser Bildung bei den *Sympetaleae* betont, bei welchen es sich jedoch meist um wirkliche Endospermhaustorien handelt. Es scheint jedoch notwendig zu sein, eine deutliche Unterscheidung zwischen *Makrosporenhaustorien* und *Endospermhaustorien* vorzunehmen. Während die Makrosporenhaustorien eine Ausstülpung der Makrospore selbst mit sekundär einwandernden Endospermkernen darstellen und meist durch keine Wandbildung vom Embryosacke getrennt sind, werden Endospermhaustorien durch eine einzige oder mehrere Endospermzellen gebildet und sind vom Embryosacke durch eine Querwand geschieden. Diese Unterscheidung scheint schon deshalb am Platze, weil das ausschließliche Auftreten von einer dieser Bildungen, obwohl auch oft beide bei nahe verwandten Gruppen auftreten können, doch für ganze Formenreihen charakteristisch ist. Durch eine terminologische Unterscheidung dieser Bildungsformen soll daher keineswegs ein absoluter Gegensatz behauptet werden, man muß vielmehr einräumen, daß sie oft durch Zwischenglieder verbunden sind. So gibt es einerseits Fälle, wo auch Makrosporenhaustorien vom Embryosacke getrennt werden. Doch tritt dies jedenfalls aber erst in späteren Stadien ein und wird, wenn auch durch verschiedenartige Mechanismen, so doch nie durch eine Zellwand hervorgerufen. So gibt es andrerseits Fälle, wo bei Entwicklung von Endospermhaustorien doch schon die

Makrospore selbst vor Eintreten der Befruchtung ein starkes Längenwachstum zeigt. Trotzdem scheint es aber fruchtbar zu sein, zwischen einem Makrosporenhaustorium, das einer Vergrößerung der Makrospore entspricht, mehrere freie Kerne aufweist und von dem übrigen Teile des Embryosackes durch eine Zellwand nicht geschieden ist, und einem Endospermhaustorium zu unterscheiden, das sich erst in einem späteren Stadium, nach der Befruchtung, ausbildet und vom Embryosacke durch eine Zellwand getrennt erscheint. Daß diese beiden Haustorien manchmal innerhalb verschiedener Entwicklungsreihen nahe verwandter Formen auftreten können, erklärt sich dadurch, daß sie beide in gleicher Weise durch eine verstärkte Nahrungszufuhr bedingt sind. Sie brauchen beide zu ihrer Entwicklung eine den auswachsenden Teilen zugute kommende große Nährstoffmenge. Der morphologische Wert der Haustorien, Endosperm- oder Makrosporenhaustorien, ist nun ausschließlich von dem Grade der Aktivität des Endosperms, respektive dem Zeitpunkte seiner Zellwandbildung abhängig. Erfolgt diese frühzeitig und in bestimmter Orientierung, so stellt der wachsende Teil eine Endospermzelle dar, tritt die endospermale Wandbildung jedoch in einem späten Stadium ein, so ist es die Makrospore selbst, die sich vergrößert. Im allgemeinen ist dieser Zeitpunkt fixiert und für verwandte Formen konstant. In wenigen Fällen jedoch nicht so deutlich ausgesprochen.

Ein Vergleich der Verbreitung dieser beiden Bildungen ergibt folgende Verhältnisse. Ein Makrosporenhaustorium findet sich bei den meisten *Monochlamydeae*. Unter diesen ist für die *Verticillatae* eine »antipodiale Verlängerung« beschrieben worden, die der von Benson bei den *Fagales* als Caecum bezeichneten Bildung entspricht. Für die *Leitneriales* beschreibt Pfeiffer einen außerordentlich langgestreckten Embryosack, dem wohl die gleiche haustorielle Funktion zukommt. Unter den *Urticales*. wurde von Modilewsky eine gleiche Vergrößerung der Makrospore festgestellt, die in manchen Fällen auch eine kleine Ausstülpung mit hypertrophierten Endospermkernen aufweist. Bei den *Centrospermae* wurde gleichfalls, soweit bisher untersucht, ein schlauchförmiger, schmaler

Embryosack beobachtet, der sich durch die ganze Länge des Ovulums erstreckt und in manchen Fällen blindsackartige Ausstülpungen aufweist. Innerhalb der *Santalales* spricht Johnson ferner von einem der Makrospore selbst angehörigen »tubus nutritiv«. Die ganzen *Rosaceae* besitzen gleichfalls eine außerordentlich stark entwickelte Makrospore, die wohl stets als Haustorium zu betrachten ist. Diese zeigt bei den Pruneen jedoch auch insofern eine Differenzierung als hier überhaupt nur im oberen Teile des Endosperms eine Gewebebildung auftritt, der untere Teil dagegen im verstärkten Maße haustoriell zu funktionieren scheint. Die gleiche Differenzierung findet sich im Embryosacke der *Mimoseae*, da auch hier nur im oberen Teile Endospermgewebe auftritt, die Kerne in der unteren Hälfte des Embryosacks jedoch hypertrophieren. Auch bei den *Caesalpiniaceae* besitzt der Embryosack eine bedeutende Größe, erreicht aber die höchste Stufe seiner Entwicklung als Makrosporenhaustorium innerhalb der *Papilionatae*, und zwar bei der Gattung *Phaseolus*. Hier wird durch eine ganz eigenartige Anordnung des ursprünglich nuclearen Endosperms eine Kammerung geschaffen, die der morphologisch vollkommen anderswertigen Kammerung der *Crassulaceae* physiologisch vollkommen entspricht. Weit verbreitet finden sich ferner Makrosporenhaustorien unter den *Bicornes*, wo sie verschiedene Größen erreichen. Bei den *Polemoniaceae* wurde von Billings eine merkwürdige schwanzartige, vielleicht als Haustorium aufzufassende Verlängerung beschrieben. Sonst sind unter den *Tubiflorae* nur die *Lentibulariaceae* durch die Ausbildung von Makrosporenhaustorien gekennzeichnet, die von *Utricularia* zu *Byblis* eine Steigerung erfahren.

In der hier gegebenen Zusammenstellung wurden nur die extremen Fälle hervorgehoben. Die Grenze zwischen einem bloß als langgestreckt beschriebenen und einem als Haustorium bezeichneten Embryosack ist natürlich willkürlich gezogen. Es wurden hier als Haustorien meist nur jene Fälle bezeichnet, wo die Makrospore fast die Länge des ganzen Ovulums einnimmt und wo das Auftreten blindsackartiger Ausstülpungen, respektive hypertrophierter Kerne innerhalb des Verwandtschafts-

kreises häufig ist. Dieser Art der Haustorienbildung, die einer verlängerten Makrospore mit sekundär eingewanderten Endospermkernen entspricht, stehen die Endospermhaustorien gegenüber, die morphologisch eine einzige oder mehrere Endospermzellen darstellen. Vor allen Dingen soll hier eine Zusammenstellung der Formen gegeben werden, die eine zellulare Kammerung der Makrospore aufweisen, deren chalazale Kammer ungeteilt bleibt und zu einem Haustorium anwächst. Innerhalb der *Monochlamydeae* wurde dies nur bei den *Saururaceae* und bei den *Santalales* beobachtet, dagegen findet sich diese Bildung sonst doch häufiger verbreitet. Unter den *Polycarpicae* wurde bei den *Ceratophyllaceae* eine schwache haustorielle Vergrößerung der unteren Embryosackkammer beschrieben, die den *Nelumbonoideae* fehlt, innerhalb der *Nymphaeaceae* sonst aber von *Victoria regia* zu *Cabomba* eine stetige Weiterentwicklung zeigt. Die gleiche mächtige Vergrößerung der unteren Zellkammer findet sich auch bei einzelnen *Crassulaceae*, wie *Sempervivum*, *Bryophyllum* und *Sedum*. Dieselben Verhältnisse dürften auch die *Verbenaceae*, einzelne *Labiatae* und *Orobanchaceae* aufweisen und sind vor allem auch für eine Reihe von Monocotyledonen charakteristisch.

Hier finden sie sich vor allem bei den *Alismataceae*, den *Hydrocharitaceae*, *Potamogetonaceae*, *Burmanniaceae* und endlich innerhalb der *Araceae* bei *Pothos*. Gegenüber diesen einzelligen Endospermhaustorien stehen solche, die aus mehreren Endospermzellen aufgebaut werden. Dies ist im geringen Maße bei *Saxifraga* beobachtet, wo die untere Endospermkammer sich nur einigemale teilt. Für die *Scrophulariaceae* hat Schmid ebenfalls Haustorien beschrieben, die einzelnen endospermalen Zellkammern entsprechen. Dieselben stellen verschiedene Entwicklungsstufen dar. Während im ursprünglichen Falle die mikropylare und die chalazale Kammer je 4 haustorienartige Zellen bilden, weisen abgeleitetere Formen in jeder dieser beiden Kammern bloß 2 zweikernige Zellen auf, die abgeleitetsten Formen bringen dagegen innerhalb der beiden Kammern überhaupt keine Zellwände mehr zur Entwicklung. Sie stellen auch im fertigen

Zustand nur je eine stark vergrößerte vierkernige Zelle dar. Ebenso finden sich innerhalb der *Burmanniaceae* Formen, deren untere Kammer eine Kernteilung zeigen und einzelne, die eine Zellwandbildung aufweisen. Endospermhaustorien scheinen sich ferner in geringer Größe bei den *Polemoniaceae* und *Campanulaceae*, in mächtiger Entwicklung bei den *Globulariaceae* und *Plantaginaceae* zu finden.

Die hier gegebene Übersicht ergibt eine relativ außerordentlich große Häufigkeit im Auftreten von Makrosporenhaustorien bei den Monochlamydeen. Es erscheint ferner auffallend, daß, soweit bisher beschrieben, Endospermhaustorien nur innerhalb der von den *Monochlamydeae* abgeleiteten *Dialypetaleae, Sympetalae* und *Monocotyledones* auftreten.

Diese Verteilung entspricht der bereits behandelten Verteilung von nuclearem, respektive zellularem Endosperm. Der morphologische Wert des Haustoriums erscheint von der Art der Endospermbildung insofern abhängig, als das Auftreten nuclearen Endosperms meist zur Bildung eines Makrosporenhaustoriums, das zellulare Endosperm dagegen zur Entwicklung eines Endospermhaustoriums führt. Dieses Haustorium tritt jedoch auch im Falle nuclearen Endosperms wie bei den *Polemoniaceae* auf, wenn besonders schnelle Wandbildung stattfindet.

Wenn, wie hier angeführt, auch manchmal die Grenze zwischen einem Makrosporen und einem Endospermhaustorium, ebenso wie zwischen nuclearem und zellularem Endosperm schwer zu ziehen ist und eine solche Differenzierung der Terminologie dann überflüssig erscheint, so dürfte diese Unterscheidung jedoch in einer so großen Zahl von Fällen die Übersicht erleichtern, daß ihre Einführung wohl als berechtigt angesehen werden dürfte.

Außer diesen Haustorien wurde auch häufig das haustorielle Auswachsen des Suspensors beobachtet, der oft gewaltige Dimensionen erreicht und mycelartig die Integumente oder den Nucellus durchdringt. Eine besondere Größe erreicht dieses Organ bei zahlreichen *Orchideae*, ferner bei *Sempervivum* und *Bryophyllum* unter den *Crassulaceae* und bei den

Gruinales. Hier wurde das Verhalten von *Tropaeolum* bereits vielfach hervorgehoben, dem sich *Impatiens* anzuschließen scheint; dagegen ist die haustorielle Bildung bei den bisher untersuchten *Oxalidaceae* nur schwach ausgebildet. Eine gefäßartige Suspensorzelle dürfte unter den *Helobieae* allgemein verbreitet sein, wurde auch für einige *Podostemonaceae* beschrieben, dürfte sich auch bei *Saxifraga* und, wenn die Umdeutung berechtigt ist, ebenfalls bei *Chrysosplenium* finden. Auch unter den *Ribesiaceae* ist von Goebel bereits die Ausbildung eines Suspensorhaustoriums beschrieben worden. Eine ganz besondere Entwicklung erreicht dieses Organ nach Lloyd bei den *Rubiaceae*.

In den hier angeführten Fällen wurde unter einem Suspensorhaustorium nur jene Bildung bezeichnet, die durch ein verstärktes Wachstum die Nahrungsaufnahme des Embryos aus dem umliegenden Gewebe ermöglicht. Es erscheint nun auffallend, daß in vielen Fällen, die ein solches haustorienartiges Wachstum veranlassenden Ernährungsverhältnisse bei verwandten Familien wohl ebenfalls ein verstärktes Wachstum des Suspensors hervorrufen, der sich jedoch nur in der Makrospore selbst ausdehnt. Diese Bildung dient daher nicht zur Nahrungsaufnahme aus dem umliegenden Gewebe, sondern entweder nur zur Nährstoffspeicherung oder zur Aufnahme derselben aus dem Embryosack selbst.

Durch eine besonders mächtige Entwicklung des Suspensors in diesem Sinne sind zum Beispiel die abgeleiteten Formen der *Papilionatae*, ferner innerhalb des gleichen Verwandtschaftskreises die Gattung *Sedum* ausgezeichnet. Es erscheint aber vielleicht am Platze, diese Entwicklungsformen als Organe mit haustorieller Funktion den Suspensorhaustorien gegenüberzustellen.

Zur Charakterisierung der Bedeutung dieser Haustorien für phylogenetische Zwecke diene das Verhalten einzelner mit den *Nymphaeaceae* verwandter Gruppen als Beispiel.

Die schon innerhalb dieser Reihe von den *Nelumbonoideae* zu den *Cabomboideae* zunehmende Suspensorentwicklung führt innerhalb der *Crassulaceae* einerseits zu mächtigen Haustorien, andererseits zu einer starken Vergrößerung des Organs

innerhalb der Makrospore. Auch bei der *Saxifragaceae* scheint ebenso wie bei den *Podostemonaceae* eine haustorielle Ausbildung des Suspensors häufig zu sein, während derselbe von den *Mimoseae* zu den *Papilionatae* eine steigende, nur innerhalb der Makrospore selbst vor sich gehende Vergrößerung erfährt. Auffallend erscheint ferner in Anbetracht der nahen Verwandtschaft zu den *Nymphaeaceae* das Auftreten der gefäßartigen Suspensorzelle bei den *Helobieae*. Wenn man die relativ geringe Verbreitung dieses Haustoriums berücksichtigt, erscheint auch sein Vorkommen bei drei Familien der *Gruinales* und zahlreichen Orchideen vom systematischen Standpunkt aus bemerkenswert.

Die hier gegebene Zusammenstellung beansprucht keineswegs eine Übersicht des Verhaltens der Angiospermen zu geben, es wurden nur die besonders auffallenden Fälle zusammengestellt.

Außer den hier angeführten Haustorien wurden ferner auch Antipodialhaustorien beschrieben. Dieselben erreichen bei den *Rubiaceae* eine ganz außerordentliche Entwicklung. Sie bieten hier infolge ihrer Schlauchform und Einkernigkeit das gleiche Bild wie zahlreiche Endospermhaustorien. Die starke Vermehrung der Antipoden, die sich bereits innerhalb der *Rubiaceae* und bei den nahe verwandten *Dipsaceae* findet, muß als eine andersartige, auf die gleichen Ursachen hin erfolgende Reaktion in starker Entwicklung begriffener Antipoden aufgefaßt und darf wohl nicht als Haustorium, sondern nur als Organ mit haustorieller Bedeutung bezeichnet werden. Als Antipodialhaustorien wurden ferner auch die oftmals außerordentlich mächtig entwickelten Antipoden der *Ranunculaceae* bezeichnet, die jedoch zum Unterschiede zu den bei Rubiaceen beschriebenen eine Oberflächenvergrößerung in die Makrospore selbst zeigen und nicht zur Nahrungsaufnahme aus dem umliegenden Gewebe dienen.

Die bisher als Synergidenhaustorium von Billings und Hofmeister bei *Calendula*, von Eichinger bei *Chrysoplenium*, von Oliver bei *Trapella* beschriebenen Bildungen erscheinen, was ihre Deutung betrifft, noch außerordentlich problematisch.

Die hier gegebene Übersicht dürfte, wenn auch gewiß manche Fälle infolge mangelnder Literatureinsicht, respektive bisher fehlenden Materials unberücksichtigt bleiben mußten, zur Genüge zeigen, daß Endosperm und Makrosporenhaustorien am häufigsten, Suspensorhaustorien bereits seltener, Antipodialhaustorien in mächtiger Entwicklung bisher sehr selten beschrieben worden sind, Synergidenhaustorien überhaupt noch nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnten.

Über die phylogenetische Bedeutung der haustorialen Bildungen kann man sich schon deshalb nur mit außerordentlicher Vorsicht äußern, als bei der Beschreibung derselben ein subjektives Moment nicht zu vermeiden ist, das in der immerhin willkürlichen Schaffung eines Grenzwertes besteht. Vor allem ist dies bei Aufstellung des Begriffes Makrosporenhaustorium der Fall. Darunter muß ein Embryosack bestimmter Länge wohl auch dann verstanden werden, wenn er keine besondere Ausstülpung aufweist, weil dieselbe, ebenso wie eine bedeutende Längsstreckung der Makrospore selbst, nur als eine der Nahrungsaufnahme dienende Oberflächenvergrößerung aufzufassen ist. Andererseits erscheint eine Hypertrophie der Kerne wohl als eine durch den starken Nahrungsstrom bedingte Degenerationserscheinung, kann aber nicht als notwendiges Kennzeichen eines Haustoriums aufgestellt werden. Zu dieser Feststellung kann wohl die Beobachtung führen, daß es einerseits, wie bei den Suspensorhaustorien, Fälle gibt, wo überhaupt keine Kerne vorkommen, und daß andererseits zahlreiche, bestimmt als Haustorien wirkende Bildungen wohl Kerne besitzen, eine solche Hypertrophie jedoch nicht aufweisen.

Wie subjektiv die Abgrenzung dieses Begriffes ist, erhellt daraus, daß sie von Modilewsky ganz anders vorgenommen wurde. Dieser hat im allgemeinen Teil seiner Arbeit über die Urticifloren von den untersuchten Formen nur *Urtica cannabina* den Besitz eines Haustoriums zugesprochen, weil sich hier eine hypertrophierte Kerne führende Ausstülpung findet. *Urtica urens* schreibt er dagegen nur einer Tendenz zur Ausbildung dieses Organs zu, weil die Ausstülpung hier schwächer erscheint und oberhalb der-

selben nur ein schwach hypertrophierter Kern festgestellt werden konnte. Die allgemeine Vergrößerung der Makrospore und der Besitz einer vacuole nutritive bei allen Urticifloren genügen seiner Fassung des Begriffes nicht. Da er bei Dorsteniaarten ebenso wie bei einigen anderen Urticaceen im antipodialen Teile des Embryosackes haustoriale Kerne und bei *Humulus japonicus* sogar haustoriale Endospermkerne ohne Ausbildung einer Makrosporenausstülpung feststellen konnte, so faßt er dies als eine verschiedenartige Ausbildung des Haustoriums innerhalb einer Familie auf und schreibt daran anknüpfend: Wenn wir berücksichtigen, daß sich bei Urticifloren das Entstehen von Haustorien auf ganz verschiedene Weise vollzieht und hierbei kein allgemeiner Typus aufzufinden ist, können wir sagen, daß für systematische Zwecke die Haustorien und ihre Kerne keinen großen Wert haben. Besonders werden wir davon überzeugt, wenn wir die Aufmerksamkeit auf die anderen Familien richten, wo sich dieselbe Erscheinung wiederholt finden läßt. Deshalb kann man sich dem folgenden Satz von Balicka-Iwanowska anschließen: »La présence d'un haustorium ne pourrait être à lui seule considéré comme base d'une classification, car ce n'est qu'un ensemble de caractères, qui peut fournir un criterium suffisament concluant pour la détermination stricte d'un groupe«. Den auf diese Weise zitierten Satz, dessen Inhalt vollkommen anerkannt werden muß, scheint Modilewsky in seiner Abneigung gegen phylogenetische Schlußfolgerungen mißverstanden zu haben. Balicka wendet sich hiermit wohl keineswegs gegen die Verwertung dieses Merkmals für systematische Zwecke überhaupt, sondern gegen seine Verwertung »à lui seule«, da nur eine Gruppe von Charakteren ein ausreichendes Kriterium für Verwandtschaftsbeziehungen bilden könne. Sie wendet sich hiermit nicht gegen die phylogenetische Bedeutung dieses Merkmals als solches, sondern gegen die Verwertung von Einzelmerkmalen überhaupt.

Es wäre gewiß eine bedeutende phylogenetische Naivität, den Wert eines Einzelmerkmals blind überschätzen und auf einen solchen Vergleich phylogenetische Schlußfolgerungen

aufbauen zu wollen. Es könnten sich auf Grund desselben nur Gesichtspunkte ergeben, deren genaue Nachprüfung auf Grund anderer Charaktere erst zu festen Schlüssen führen kann. Das Gleiche muß jedoch gewiß von jedem anderen Merkmale gesagt werden, wenn es auch zahlreiche Charaktere geben mag, die infolge einfacherer Entwicklungslinien für sich selbst leichter zu richtigen Resultaten führen können. Da aber, wie auch Balicka-Iwanowska hervorhebt, nur eine Gruppe von Charakteren zu gültigen Resultaten führen kann und da dieselben umso verläßlicher sein werden, je größer die Zahl der bei dieser Betrachtung einbezogenen Merkmale ist, so erscheint es wohl von Wert, auf eine weitere solche Eigenschaft hinzuweisen, deren Beiziehung die Berechtigung von Schlußfolgerungen erhöhen kann.

Modilewsky sagt ferner, daß die Haustorien der Urticifloren als eine sekundär auftretende, durch den anatomischen Bau der Nucellarbasis, das heißt durch das dort lagernde ligninhaltige Gewebe erklärbare Erscheinung seien: »Wenn wir aber dieses anatomische Merkmal (des ligninhaltigen Gewebes) für alle Urticifloren als ein phylogenetisches Merkmal betrachten wollen, so können wir dies in bezug auf die Haustorien nicht tun, weil das Gewebe nur eine der vielen Ursachen ist, welche zur Haustoriumbildung führen kann. Die anderen Ursachen können einen ganz zufälligen Charakter haben, und es hängt von der Art und Weise ab, in welcher dieselben mit der Hauptursache, nämlich der Anwesenheit der beiden Gewebe sich kombinieren, ob bei der betreffenden Art ein Haustorium entsteht oder nicht. Also haben die Haustorien keinen phylogenetischen Wert.«

Auch diese Schlußfolgerung dürfte keineswegs berechtigt erscheinen. Jedes Merkmal eines Organismus ist durch andere Merkmale bedingt; es handelt sich nicht darum, eine Endursache zu finden, sondern darum, eine charakteristische Reaktionsweise festzustellen. Wenn auch ein und dieselbe Reaktion auf ganz verschiedene Ursachen zurückgeführt werden muß, so ist dies für die hier behandelte Frage gleichgültig, es handelt sich nur darum, daß sie in bestimmter Weise erfolgt. Wenn im speziellen Fall einerseits

das Vorkommen von ligninhaltigem Gewebe, andrerseits ein starker Nahrungsstrom aus dem Leitgewebe oder dem Gefäßbündel zur Ausbildung von Haustorien führen, so ist es wohl keineswegs notwendig, bei einer phylogenetischen Betrachtung auf diese Ursachen oder vielleicht auf andere, schwieriger erkennbare chemische Verhältnisse zurückzugehen, sondern die Reaktion auf sie, die Ausbildung von Haustorien, genügt. Ihre phylogenetische Bedeutung erscheint im Gegenteil durch die Erkenntnis um so einleuchtender, daß diese gleiche Reaktion auf verschiedene Ursachen hin erfolgt, weil gerade daraus auf eine besondere Neigung eines Verwandtschaftskreises geschlossen werden kann, dieselbe daher eine größere Selbständigkeit erlangt und nicht an ganz bestimmte Ursachen gebunden erscheint. Andrerseits würde ja auch das Bestehen dieser Ursachen ganz wirkungslos sein, wenn die Pflanzen nicht die Fähigkeit zu dieser Reaktion hätten, da sich ja in vielen Fällen zum Beispiel ein starker Nahrungsstrom durch das Leitgewebe findet, wo der Organismus doch nicht imstande ist, durch ein Längenwachstum der Makrospore darauf zu reagieren.

Modilewsky sagt ferner an einer anderen Stelle folgendes: »Die Ernährung des Embryo und die Ausbildung von Endosperm kann entweder durch Vergrößerung der Absorptionsfläche vor sich gehen oder durch Entstehen eines geeigneten Apparates, welcher auch chemische Umwandlungen verursachen kann. Der Mechanismus wird öfter von den Endospermzellen, seltener von den Antipoden vollzogen.« An einer anderen Stelle hat er vorausgeschickt, daß die Endospermkerne nicht nur eine quantitative, sondern auch eine qualitative Funktion besitzen, indem sie die Nahrungsstoffe umwandeln. Diese wohl zutreffende Behauptung muß aber dann auf die Tätigkeit aller Endospermkerne ausgedehnt werden und es erscheint wohl fraglich, ob die durch Überernährung stark angeschwollenen, vielfach Zeichen von Degeneration zeigenden Haustorialkerne diese Fähigkeit, wenn überhaupt in erhöhtem Maße, so in so vorzüglichem Grade besitzen, daß man sie als einen für diese Funktion geeigneten Apparat bezeichnen kann, während man die Wirksamkeit

der normalen Kerne ganz vernachlässigt. Auch wenn die Vergrößerung und spätere Degeneration nicht nur als eine durch Überernährung bedingte Auflösungserscheinung aufgefaßt werden kann, so besteht zwischen der Tätigkeit dieser Haustorialkerne und den anderen Endospermkernen wohl nur ein gradueller Unterschied und es wäre willkürlich, wenn man die einen als haustorialen Apparat bezeichnen wollte und die anderen nicht.

Doch ist eine solche Willkür bei Festsetzung einer Terminologie dort, wo es sich um graduelle Unterschiede handelt, gewiß schwer zu vermeiden. Man muß oft notwendig Formen, die innerhalb einer nicht eindeutig fixierten Grenze stehen, mit einem bestimmten Ausdruck bezeichnen, die außerhalb dieser Grenzen befindlichen mit einem anderen, und muß so scheinbar qualitative Gegensätze schaffen, wo nur quantitative vorhanden sind. Doch muß man sich dieses Vorgangs wohl im gegebenen Falle bewußt sein und nicht vergessen, daß die eingeführte Terminologie einer willkürlichen, praktischer Notwendigkeit entsprungenen Abgrenzung entspricht. Dies läßt sich auch auf den hier behandelten Fall anwenden. Zwischen den normalen und haustoriellen Endospermkernen besteht funktionell nur ein quantitativer Unterschied, der nicht aus Mißverstand einer Terminologie als qualitativ bezeichnet werden soll. Wenn aber Modilewsky nicht behaupten kann, daß bei den Urticifloren die Ernährung des Embryos durch Vergrößerung der Absorptionsfläche, in dem anderen durch Ausbildung eines geeigneten Apparates vor sich geht, so kann er auch nicht zu dem Schlusse gelangen, daß diesem Merkmal eine phylogenetische Bedeutung nicht zukommt, da diese scheinbaren Gegensätze dann durch Zwischenglieder miteinander verbunden sind.

Auffallend erscheint es ferner, daß bei dieser ganzen Darstellung der großen Vacuole, welche von zwei seitlichen, Kerne führenden, respektive zu Zellen umgebildeten Plasmazügen eingeschlossen wird, überhaupt keine Bedeutung zugesprochen wurde. Diese Auffassung ist gewiß keine allgemeine, de Bruyne hat dieses Gebilde bei *Phaseolus* sogar direkt als »vacuole nutritive« bezeichnet.

Wenn die Arbeit Modilewsky's eine in diesem Zusammenhange so unverhältnismäßig eingehende Behandlung erfahren hat, so dürfte dies wohl in Anbetracht dessen berechtigt erscheinen, daß sie den hier vertretenen entgegengesetzte Anschauungen klar formuliert und so Gelegenheit der Darlegung des eigenen Standpunktes gibt.

Aus dieser ganzen Darstellung ist wohl zu ersehen, daß die Frage nach der *phylogenetischen Bedeutung* der Haustorien infolge der notwendig subjektiven Abgrenzung dieses Begriffes schwer zu beantworten ist. Wie immer man sich in diesem Falle stellt, erscheint es auffallend, daß Endospermhaustorien bisher ausschließlich in den von den *Hamamelidales* abgeleiteten Reihen, ferner bei den *Saururaceae* und *Santalales* gefunden wurden. Von phylogenetischer Bedeutung dürfte aber wohl vor allem das in diesen Reihen so häufige, durch die zellulare Kammerung der Makrospore bedingte Auftreten eines einzelligen, eben dieser untersten Kammer entsprechenden Endospermhaustoriums sein. Dasselbe wurde bisher außer bei den *Saururaceae* und *Santalales* nur bei den *Polycarpicae, Bicornes, Rosales, Tubiflorae, Helobieae* und *Spadiciflorae* festgestellt. Ferner dürfte der Ausbildung von Suspensorhaustorien auch bereits auf Grund des bisherigen Materials eine systematische Bedeutung zugesprochen werden. Was das Makrosporenhaustorium betrifft, so erscheint es vielleicht günstiger, zur Vermeidung der aus der Verschiedenartigkeit der Definition erwachsenden Schwierigkeit einzelne Merkmale, wie die Größe des Embryosacks, getrennt, ohne Hinsicht auf eine physiologische Funktion, miteinander zu vergleichen, wenn man zu allgemein gültigen Schlüssen gelangen will.

Während man bisher von einer phylogenetischen Bedeutung der Haustorialbildungen überhaupt nur selten gesprochen hat, wurde ihr Auftreten häufig mit dem Parasitismus der Pflanzen in Beziehung gebracht. In gleicher Weise betonen auch Coulter und Chamberlain, während sie, wie auseinandergesetzt, leugneten, daß der Entwicklungsart des Endosperms eine phylogenetische Bedeutung zukomme, daß sich zellulares Endosperm hauptsächlich bei den Dicotyledonen und innerhalb dieser insbesondere bei saprophytischen und parasitischen

Formen findet, wobei *Cuscuta* eine auffällige Ausnahme dadurch darstelle, daß ihre Endospermbildung mit freier Kernteilung beginnt. Hier wird einfach auf die Koinzidenz der parasitischen und saprophytischen Lebensweise mit der Ausbildung zellularen Endosperms hingewiesen, während das Auftreten von Haustorien und die Ernährungsverhältnisse bei Heterophyten vielfach in kausale Abhängigkeit zueinander gebracht worden sind.

Dem gegenüber hat jedoch bereits Bernard betont, daß Haustorien wohl bei zahlreichen Parasiten vorkommen, andrerseits aber auch zahlreichen Parasiten fehlen. Während Buscalioni das häufige Auftreten dieser Bildungen dadurch erklärt hatte, daß »le parasitisme, à la suite d'une longue hérédité a fini par atteindre la plante dans son tout premier développement«, meint Bernard »Quant à nous, nous estimons que l'on ne doit pas trop s'attacher à établir une dependance étroite entre le parasitisme de la plante et celui de l'embryon. Ce dernier est toujours parasite sur l'albumen et sur la plante«, und sagt an anderer Stelle: »Il serait intéressant aussi d'étudier toutes les plantes possédant des suçoirs et de comparer les données de la biologie pour on tirer des indications systematiques. On pourrait ainsi arriver à reconnaître des parentés entre les plantes parasites à divers degrés; ces affinités permettraient de les grouper et d'approcher peut être de telle ou telle famille une plante que jusqu'ici on aurait été eloignée.« Außer diesem von Bernard gegebenen Hinweis auf eine Bedeutung der Haustorien für phylogenetische Zwecke findet sich scheinbar nur noch bei Wettstein das Auftreten dieses Organs als systematisches Charakteristikum hervorgehoben, während sonst nur auf sein häufiges Auftreten bei den Sympetalen hingewiesen worden ist.

Dagegen wurde die Ausbildung von Haustorien auch häufig mit der Mächtigkeit des umliegenden Gewebes in Beziehung gebracht, doch stehen hier vollkommen gegensätzliche Resultate einander gegenüber. Während Balicka-Iwanowska behauptet, daß Pflanzen, welche die dicksten Integumente besitzen, die höchst entwickelten Haustorien aufweisen, bringen Lloyd und Lang die Entwicklung dieses

Organes gerade mit der Reduktion der umliegenden Gewebe in Verbindung. Alle drei Autoren stützen ihre Behauptung auf das von ihnen untersuchte Material.

Doch scheinen diese Äußerungen nur auf den ersten Blick einander auszuschließen, während eine genauere Überlegung das gleichzeitige Bestehen beider begreiflich erscheinen läßt. Ein verstärktes Wachstum eines Teiles der Makrospore wird stets eintreten, wenn dieser Teil gegenüber dem andern durch stärkere Nahrungszufuhr ausgezeichnet ist. Diese Nahrungszufuhr kann am chalazalen Teil dadurch relativ stark sein, daß infolge Reduktion der Integumente und des Nucellus eine Zufuhr von der Seite überhaupt fehlt; es wird daher in diesem Falle begreiflich sein, daß ein zu starkem Wachstum neigender oder zumindest nicht in Rückbildung begriffener Embryosack eine solche haustoriale Streckung an der Chalaza erfährt. Dies trifft häufig bei Parasiten zu, deren Verhalten auf diese Weise kausal zu erklären ist. Andrerseits ist es aber auch verständlich, daß die starke Ausbildung von Nucellus und Integumenten selbst eine sehr kräftige Nahrungszufuhr voraussetzt; diese kann gleichfalls in den an das Leitgewebe angrenzenden Geweben zu einer zeitweiligen Ansammlung führen und den Embryosack im Falle einer Wachstumstendenz zu einer Streckung veranlassen. Jedenfalls wird eine relativ oder absolut starke Nahrungszufuhr aber nur dann zu einer Ausbildung von Haustorien führen, wenn der Embryosack diese Tendenz besitzt, während sonst die gleichen Verhältnisse wirkungslos bleiben. Es spielt hier daher das phylogenetische Moment eine doppelte Rolle, einerseits was die Nahrungszufuhr, andrerseits was die durch dieselbe ausgelöste Reaktion betrifft. Was aber die jedenfalls häufige, starke Wachstumstendenz bei Parasiten betrifft, so läßt sie sich selbst vielleicht durch das oftmalige Vorkommen von Parasitismus innerhalb solcher Reihen erklären, die eine phylogenetische Zusammengehörigkeit zu besitzen scheinen. Es dürfte dann vielleicht die Tendenz zur Ausbildung parasitischer Formen selbst, ebenso wie die haustorielle Streckung der Makrospore bei gegebenen Bedingungen von phylogenetischer Bedeutung sein.

Spezieller Teil.

Die *Monochlamideae* zeigen, was die Entwicklung des Endosperms und die Ausbildung von Haustorien betrifft, ein sehr bemerkenswertes Verhalten. Alle Reihen, deren phylogenetische Zusammengehörigkeit bereits auf Grund anderer Merkmale festgestellt wurde, bilden nucleares Endosperm, scheinbar stets als Wandbelag, und eine mehr oder weniger haustoriell wirkende Makrospore aus.

Für *Casuarina* wurden diese Verhältnisse von Juel und Frye festgestellt. Hier weist, als Beweis für die große Menge anlockender Substanzen, nicht nur der Embryosack selbst die »antipodiale Verlängerung«, sondern es weisen auch andere, nicht zur Reife gelangende Megasporen ein ähnliches chalazales Wachstum auf.

Die gleiche Ausbildung nuclearen Endosperms wurde von Benson auch für die *Fagales* beschrieben, bei welchen außerdem eine, Caecum genannte Verlängerung des Embryosackes so allgemein verbreitet vorkommt, daß sie »may fairly be regarded as of taxonomic value«.

Ebenso wurde von Pfeifer bei der kleinen, zu den *Iuglandales* gestellten Reihe der *Leitneriales* die Bildung von nuclearem Endosperm nachgewiesen, das als Wandbelag in einem sehr langgestreckten, ursprünglich schlauchförmigen Embryosack auftritt.

Was die *Salicales* betrifft, so hat Chamberlain hier die Ausbildung nuclearen Endosperms festgestellt. Er sagt ferner, daß man dann von einem Caecum sprechen kann, wenn man das antipodiale Ende des Embryosackes als solches betrachten will. Da er aber *Casuarina* und die Amentiferen als Beispiele für die vollkommene Ausbildung von Caeca den *Salicales* gegenüberstellt, so ist daraus zu ersehen, daß diese Bildung, wenn man auch hier den Ausdruck gebrauchen will, jedenfalls in viel schwächerem Maße auftritt als bei den vorhergehenden Reihen.

Die *Urticales* wurden von Modilewsky in zahlreichen Vertretern untersucht, die alle nucleares, in Form eines Wandbelages auftretendes Endosperm aufweisen. Bei *Urtica*

cannabina erscheint der Embryosack vor der Befruchtung nicht groß, er verlängert sich erst, nachdem die Eizelle sich entwickelt hat, nach unten und bildet später am chalazalen Ende eine halbkugelige Ausstülpung, in welche einige Endospermkerne unter Verdrängung der Antipoden einwandern. Beim Heranreifen des Samens wird der Embryo von Endospermgewebe umhüllt, welches in seinem basalen Teile aus viel größeren Zellen besteht; die Kerne dieser Zellen zeigen in ihrer ansehnlichen Größe und in ihrem inneren Bau die typische Gestalt der Haustorialkerne.« «Bei *Urtica dioica* tritt jedoch nur eine gewöhnliche Verlängerung des Embryosacks nach unten ein . . . . einigemal konnte man bei den älteren Embryosäcken eine schwache Anhäufung von Plasma im antipodalen Teile sehen, in welchem Endospermkerne, die von den normalen abwichen, lagen. Daß diese Erscheinung als Regel auftritt, wurde nicht beobachtet und stellt vielmehr eine einfache Variation in der Ausbildung des Embryosackes dar.« Auch die Makrospore von *Urtica pilulifera* scheint sehr langgestreckt zu sein, jedenfalls beschreibt Modilewsky am chalazalen Ende eine Anzahl chromatinreicher Haustorialkerne Bei dieser Form weist er auch der oberen Zelle des Embryoträgers haustorielle Funktionen zu. Für *Urtica urens* stellt er die Tendenz zur Ausbildung eines Chalazahaustoriums fest, indem hier in der Mitte des chalazalen Endes eine schwache, nicht weiter fortschreitende Ausstülpung zur Entwicklung gelangt. »Der Kern, der oberhalb der schwachen Ausstülpung liegt, ist etwas größer als die Nachbarkerne und besitzt nicht eine, sondern mehrere Vacuolen. Deshalb kann man diese Erscheinung als eine Vorbereitung zur Haustoriumbildung ansehen, die so deutlich bei *Urtica cannabina* hervortritt.« *Elatostema sessile* weist wohl eine geringere Längsstreckung des Embryosacks auf; dies dürfte, so weit aus der Abbildung geschlossen werden kann, auch vielleicht bei *Laportea morioides* und *Parietaria officinalis* der Fall sein, dagegen ist die Makrospore bei *Fleurya aestuans* langgestreckt. Sie weist auch scheinbar eine Häufung der Endospermkerne am chalazalen Ende auf. Für *Dorstenia drakeana* beschreibt Modilewsky eine Vergrößerung

des Embryosackes, die am unteren Ende zu einer Ausstülpung führt. »Diese schreitet nach unten fort, wird immer breiter, bis sie fast das ganze Nucellargewebe verdrängt. Deshalb macht ein älterer Embryosack den Eindruck, als ob der antipodale Teil, welcher bei seiner Entwicklung an die Chalaza und das Gefäßbündel anstößt und so an seiner Verlängerung verhindert wird, ein Haustorium wäre. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß wir es hier in Wirklichkeit mit dem normalen Ende eines Embryosackes zu tun haben, der sich aber in seiner Funktion einem Haustorium nähert. Umgekehrt ist die Fortsetzung des Embryosackes nach unten seiner Entwicklungsart nach ein Haustorium, welches aber nur zur Verbreiterung des Embryosackes führt und keine Funktion erfüllt.« Die diesbezüglich analogen Verhältnisse sind bei *Dorstenia* und *Morus* nicht beschrieben, dagegen zeigt die Abbildung von *Celtis occidentalis* einen außerordentlich mächtigen Embryosack. Bei *Cannabis sativa* und *Humulus japonicus* ist die Differenzierung des Endosperms durch Ausbildung von Haustorialkernen nachgewiesen worden.

Diese zur Behandlung anderer Reihen unproportionelle, auf die Gattungen eingehende Ausführlichkeit in der Schilderung dieser Verhältnisse bei den *Urticales* schien in Anbetracht der von den hier festgelegten, vollkommen abweichenden allgemeinen Schlüsse des Autors notwendig, der auf die Verschiedenartigkeit im Entstehen der Haustorien hinwies und daraus die Wertlosigkeit dieses Merkmals für phylogenetische Zwecke ableitete. Von dieser Anschauung abweichend, wird in der hier vorliegenden Aıbeit der Embryosack aller Urticifloren als Makrosporenhaustorium bezeichnet, das durch seine große Oberfläche und seine mächtige »vacuole nutritive« ausgezeichnet, in einigen Fällen auch durch typische Haustorialkerne als solches gekennzeichnet ist. Den kleinen Ausstülpungen bei *Urtica cannabina* und *dioica* dürfte wohl keine andere Bedeutung zukommen als der allgemeinen Oberflächenvergrößerung der ganzen Makrospore.

Für die *Proteales* konnte Ballantine wegen Schwierigkeit der Präparation diese Stadien nicht feststellen, dagegen

hebt Wettstein in seinem Handbuch hervor, daß ihr Embryosack eine schlauchförmige Verlängerung in die Mikropyle bilde. Infolge dieser Lücke im Materiale ist es nicht möglich festzustellen, ob die auf Grund anderweitiger Merkmale festgestellte Verwandtschaft dieser Reihe mit den *Santalales* auch in den hier behandelten Entwicklungsstadien zum Ausdruck kommt; in dem einzigen bisher mitgeteilten Merkmale, der schlauchförmigen Verlängerung, kann man jedenfalls eine Übereinstimmung dieser beiden Formenreihen ersehen.

Von den *Santalaceae* sind *Thesium, Osyris* und *Santalum* bereits diesbezüglich untersucht worden. Alle drei Gattungen weisen an der Chalaza eine »cul de sac« genannte Verlängerung auf, die schon vor der Befruchtung bereits mehr oder minder stark ausgebildet erscheint. Bei *Thesium* und *Santalum* dürfte auch das Mikropylenende ein Wachstum erfahren, was bei der erstgenannten Gattung zur Ausbildung eines Hohlraumes führt, in welchem sich nur ein einziger hypertrophierter Kern befindet. Bei allen drei Gattungen scheint die erste Teilung des Endospermkernes von der Ausbildung einer die Makrospore in zwei Kammern teilenden Querwand begleitet zu sein. Von diesen beiden Kammern liefert die obere allein das Endosperm, während die untere zu einem Haustorium heranwächst. In diesem Falle ist es schwierig, zu entscheiden, ob diese haustoriale Bildung als Makrosporen- oder Endospermhaustorium bezeichnet werden soll, da die Verlängerung schon vor der Befruchtung beginnt und bedeutende Dimensionen erreichen kann, trotzdem aber eine Querwand diesen unteren Teil des Embryosackes als Zelle abschnürt. Da diese Querwandbildung jedoch zur Charakterisierung des Haustoriums für wichtiger erscheint, der Zeitpunkt der Entwicklung eher schwanken kann, so dürfte es hier am Platze sein, von einem Endospermhaustorium zu sprechen.

Von den Loranthaceen zeigt *Viscum* einen sich stark verlängernden Embryosack, der durch eine Querwand in zwei Kammern zerlegt wird. Von diesen beiden Kammern kann entweder die obere allein oder es können auch beide Endosperm,

scheinbar als zellulares Endosperm, aufweisen. *Loranthus* und *Lepidoceras* stimmen mit dieser Gattung in der Ausbildung eines Makrosporenhaustoriums überein, unterscheiden sich aber dadurch, daß sich das Endosperm hier nur in der unteren Kammer bildet. Die größte Übereinstimmung mit den *Santalaceae*, was die Verteilung des Endosperms betrifft, zeigt *Viscum*. Während es bei den Santalaceen nur in der oberen, bei *Lepidoceras* und *Loranthus* nur in der unteren Kammer auftritt, nimmt *Viscum* gleichsam eine Mittelstellung ein, indem Endosperm sich hier noch in beiden Teilen finden kann.

Die Balanophoraceen unterscheiden sich von den beiden genannten Familien ganz auffallend durch die Ausbildung eines kurzen Embryosackes. Die erste Teilungswand des Endosperms zeigt hier keine für alle Species konstante Richtung, sondern sie kann wie bei *Balanophora polyandra* vertikal, bei *Balanophora elongata* horizontal verlaufen. Diese Verhältnisse für die sich innerhalb der *Piperales* in der Gattung *Peperomia* eine Analogie findet, weisen wohl auf eine Umwandlung der Endospermbildung innerhalb dieser Gattung hin. In welchem Sinne diese Umwandlung erfolgt, ob es sich um eine beginnende Rückdifferenzierung des zellularen zum nuclearen Endosperm oder um eine entgegengesetzte Entwicklung handelt, kann auf Grund der noch unzureichenden Befunde und ohne den Vergleich mit anderen Merkmalen bisher nicht ausgesagt werden. Während sich bei vertikaler Stellung der ersten Teilungswand auch weiterhin nur zellulares Endosperm bildet, entwickelt sich bei *Balanophora elongata* in der durch die erste horizontale Wand geschaffenen oberen Kammer zellulares Endosperm weiter, während die untere Kammer bei 80% keine Kernteilung mehr aufweist. In dem Falle, wo dieselbe jedoch eintritt, entstehen hier nur freie Zellkerne, die sich überhaupt nicht mit Zellwänden umgeben.

Bei den Cynomoriaceen sind die ersten Endospermstadien bisher noch nicht beobachtet worden. Der früheste aufgefundene Entwicklungszustand zeigt bereits vier große Endospermzellen, die zu zweien paarweise angeordnet sind. Es dürfte auch hier die erste Teilungswand horizontal ver-

laufen. Jedenfalls füllt sich der ganze mittelgroße Embryosack mit Endospermzellen; zur Ausbildung eines Haustoriums scheint es, soweit die bisherigen Befunde reichen, nicht zu kommen. Dagegen ist für *Myzodendron punctuatum* von Johnson eine bedeutende schlauchförmige Längsstreckung der Makrospore festgestellt worden, die am Synergidenende vor sich gehen soll. Wenn dies zustimmt und für die Myzodendraceen allgemein gültig ist, so würde dies innerhalb der *Santalales* unter den *Santalaceae* und *Loranthaceae* ein Analogon finden. Auffallend ist bei *Myzodendron* nach Johnson ferner die Ausbildung von nuclearem, durch schnelle Zellwandbildung ausgezeichnetem Endosperm. Da auch für die Olacineen ein bedeutendes Wachstum des Embryosackes beobachtet wurde, so weist Johnson darauf hin, daß dieses Verhalten als neues Argument für die zwischen dieser Familie und den *Santalaceae*, respektive den *Loranthaceae* bestehende Verwandtschaft angesehen werden könne.

Aus dem hier Gesagten ist zu ersehen, daß die *Santalales* mit Ausschluß der *Balanophoraceae*, die einen besonders kurzen Embryosack besitzen, und den *Cynomoriaceae*, deren Embryosack eine normale Länge aufweist, durch eine haustorielle Streckung der Makrospore ausgezeichnet sind. Diese Streckung kann entweder nur an der Chalaza oder an beiden Enden erfolgen; ob diesem Unterschied eine phylogenetische Bedeutung zukommt, kann auf Grund der hier verwerteten Befunde, die nicht der gesamten Literatur über die *Santalales* entnommen sind, nicht ausgesagt werden. In der Ausbildung des Endosperms weisen die *Santalales* ebenfalls große Verschiedenheiten auf, indem dasselbe entweder nuclear wie bei den *Myzodendraceae* oder zellular entsteht. Diese zellulare Endospermbildung führt entweder überhaupt, wie bei den *Cynomoriaceae* zu keiner auffallenden Kammerung der Makrospore, tritt eine solche jedoch auf, so kann das entstehende Endosperm entweder in der unteren oder in der oberen oder in beiden Kammern zur Ausbildung gelangen. Diesen Verhältnissen dürfte gewiß insofern eine systematische Bedeutung zukommen, als sich auf Grund dessen eine Gruppierung der Formen vornehmen läßt; dies durchzu-

führen, reichen jedoch die hier zugänglichen und wahrscheinlich überhaupt die bisher mitgeteilten Befunde nicht aus. Trotzdem erscheint es aber sehr unwahrscheinlich, daß, wie Lotsy, respektive Coulter und Chamberlain vermuten, diese Verhältnisse systematisch wertlos sein sollen.

Für die *Polygonales* liegt vor allem Stevens Untersuchung vor, der einen längeren Embryosack feststellte, in welchem nucleares Endosperm zur Ausbildung gelangt. Während im oberen Teil der Makrospore um jeden Kern Zellwandbildung stattfindet, fehlt dieselbe in der unteren Hälfte vollkommen, doch sind die beiden so differenzierten Teile durch keine Querwand getrennt.

In ähnlicher Weise wie Modilewsky sich auf Grund seiner Befunde bei den Urticaceen gegen die Verwertung der Haustorien für phylogenetische Zwecke ausgesprochen hat, wendet sich Johnson auf Grund seiner bei den *Piperales* gemachten Beobachtungen gegen die Anwendung der Endospermentwicklung als phylogenetisches Merkmal.

Es erscheint in Anbetracht dieses von dem hier vertretenen so völlig abweichenden theoretischen Resultates notwendig, auch diese Befunde eingehend darzustellen und die Verläßlichkeit der Deutungen zu prüfen. Bei *Piper Betel* var. *monoicum* hat Johnson zwar die ersten Endospermbildungsstadien nicht beobachtet, jedoch festgestellt, daß »in seeds that have grown to twelve times the diameter of one containing a just-ripe sac the fertilized egg is still undivided, though the endosperm nucleus has given rise to shores of free nuclei in the peripheral cytoplasmic layer of the sac. The antipodals at this time have already multiplied to a number which may be as great as 35 in a single section of the sac. They occupy a large space at the base of the sac. In the ripe seed the antipodals, somewhat crushed, can still be seen in a depression below the endosperm. The endospeım develops cell-walls after about 100 or more free nuclei have been formed . . .« Bei *Piper adunca* tritt dagegen diese Wandbildung im cytoplasmatischen Wandbelag bereits nach der Ausbildung von 20 Zellkernen auf. Die Antipoden persistieren hier wohl auch bei Reife, sind jedoch klein. Bei

Heckeria umbellata und *peltata* »becomes the embryosac filled with cellular endosperm before the egg divides. The very first division of the endosperm nucleus has not been seen, but when four nuclei have been formed these are found to be separated by cellwalls, so that J believe, that a cell wall is formed immediately after the first and each succeeding division of the endosperm nucleus, and thus the endosperm is cellular from the very first.« Für *Peperomia hispidula* hat Lotsy festgestellt, daß »the endosperm-arising from the activity of this compound is cellular from the start, that is, a cell wall is formed immediately after each nuclear division.« Campbell sagt für einige *Peperomia*-Species, daß »the first division wall is usually vertical but it may be more or less inclined or even almost horizontal. The subsequent division walls are mostly radial, so that the young embryo is surrounded by a single layer of very large endosperm cells, later periclinal walls . . . .« Johnson hat für *Peperomia pellucida* ebenfalls sofortige Zellwandbildung des Endosperms und das Fehlen der Antipoden im reifen Embryosack nachgewiesen. *Rhopalocnemis phalloides* wurde von Lotsy untersucht, der jedoch selbst sagt, daß »intermediate stages between the stadium of the endospermnucleus and that of the ripe seed are extremely rare« und die ersten Endospermstadien nicht beschreibt. Dagegen gibt Johnson für *Saururus cernuus* eine vollständige Schilderung dieser Verhältnisse, indem er sagt: ». . . one of the daughter nuclei remains in the neck while the other moves down into the body of the flask and then a cellwall immediately is formed across the base of the neck giving thus rise to two endospermcells.« Von diesen beiden so entstehenden Zellen teilt sich die untere nicht mehr, erlangt jedoch selbst eine außerordentliche Größe, während die obere allein zellulares Endosperm ausbildet, indem jeder Teilung sofort eine Wandbildung folgt.

Wir haben es daher bei den Saururaceen mit rein zellularem Endosperm zu tun, dessen erste Wand den Embryosack in zwei Kammern teilt, deren untere sich zu einem Haustorium umbildet, während die obere allein das zellulare Endosperm liefert. Die von Lotsy Pl. IX., Nr. 42,

gegebene Abbildung zeigt nun in gleicher Weise zwischen zwei großen, von diesem Forscher als Endosperm und Antipodialkern gedeuteten Kernen eine den Embryosack in zwei Kammern teilende Querwand. Eine solche Wandbildung zwischen diesen beiden Kernen wäre etwas so Ungewöhnliches, daß nur zahlreiche Stadien eine solche Auslegung als einwandfrei erscheinen lassen könnten. Auffallend wäre auch ferner die Tatsache, daß die Teilung der Antipoden hier erst lange nach der Verschmelzung der Endospermkerne stattfinden sollte und daß der in Abbildung 42 A benannte Kern ganz ungewöhnlicherweise überhaupt nur drei Antipoden statt drei Antipoden und den unteren Polkern liefern sollte. Da Lotsy selbst das Fehlen vieler Stadien, die ein klares Bild der Verhältnisse ergeben hätten, hervorhebt, so dürfte eine irrtümliche Deutung leicht zu erklären sein und eine Umdeutung des unteren Kernes berechtigt erscheinen. Wenn diese Vermutung sich bestätigt, so wird die Makrospore von *Rhopalocnemis* in gleicher Weise, wie es für *Saururus* festgestellt ist, durch eine Querwand in zwei Kammern geteilt, die aber abweichend davon beide zellulares Endosperm mit dem einzigen Unterschiede liefern, daß die weitaus größere Menge der oberen Kammer entstammt. Die Antipoden würden schon frühzeitig verschwinden. Einen Übergang zwischen dem auf diese Weise gedeuteten Verhalten von *Rhopalocnemis* und *Peperomia* würde der Fall bilden, wo, wie es Campbell beschrieben hat, die erste Teilungswand im Endosperm horizontal verläuft, während die mehr oder weniger geneigte oder senkrechte Wandrichtung vielleicht die ursprüngliche Lage sein dürfte. Die Antipoden sind, so weit beschrieben, bei *Peperomia* nur schwach entwickelt. Auf diese Weise würde sich für *Rhopalocnemis* sowohl zu *Peperomia* als auch zu *Saururus* viel leichter eine Beziehung ergeben, während das Verhalten dieser Gattung sonst von den beiden andern sehr abweichend erscheinen dürfte.

Was sowohl die verschiedenen *Piper*- als *Heckeria*-Arten betrifft, so sind hier niemals die ersten Entwicklungsstadien der Endospermbildung festgestellt worden, es wurde nur beobachtet, daß bei *Heckeria* Zellwände schon nach Aus-

bildung weniger Kerne, bei *Piper* dagegen erst viel später, und zwar bei *Piper adunca* nach der Entwicklung von 20, bei *Piper Betel* von 100 Kernen auftritt. Wenn die Deutung Johnson's richtig wäre und wir es in diesen drei Fällen nicht mit einem komplizierteren als dem von ihm geschilderten Verhalten zu tun hätten, so wäre es doch wohl nicht am Platz zwischen der Endospermbildung von *Heckeria* und *Piper* einen so prinzipiellen Unterschied zu machen, der durch Zwischenstufen nicht verbunden sein könnte. Es ist wohl nicht berechtigt, die einen als Vertreter des nuclearen, die andern des zellularen Endosperms einander gegenüberzustellen und aus dem Auftreten dieser beiden Entwicklungsformen bei so nahe verwandten Pflanzen auf die phylogenetische Bedeutungslosigkeit dieses Merkmals zu schließen.

Der Unterschied zwischen zellularem und nuclearem Endosperm kann, wie bereits ausgeführt, nicht nur in der Zeit, sondern muß auch in der Richtung der Wandbildung gesehen werden. Als extremste Gegensätze erscheint der Fall, wo der Kernteilung erst nach langer Zeit eine richtungslose Wandbildung folgt, wie z. B. bei *Piper* und jener, wo die erste Kernteilung sofort von einer horizontalen, den Embryosack in zwei Kammern teilenden Wand begleitet ist, wofür die Saururaceen ein Beispiel bilden. Zwischen diesen beiden Grenzen finden sich nun, sowohl was den Zeitpunkt als was die Richtung der Wandbildung betrifft, zahlreiche Übergangsstufen. Wenn die für *Piper* und *Heckeria* gegebene Deutung zustimmen würde, so könnte man in den Piperaceen ganz einzigartig die ganze Reihe dieser Entwicklungsstufen beobachten, die sonst nur auf große Formenkreise verteilt, auftritt. Dies würde wohl nicht als Einwand gegen die phylogenetische Bedeutung dieses Merkmals angesehen werden können. Eine genaue Betrachtung der Befunde bei *Piper* und *Heckeria* läßt jedoch in Anbetracht der stets fehlenden ersten Stadien der Endospermentwicklung vermuten, daß genaue Ergänzungen zu einem andern Resultate führen könnten. Es dürfte sich dann vielleicht auch hier um eine Kammerung des Embryosackes handeln, so daß die Antipoden einer unteren Endosperm-

masse entsprechen würden. Dies erscheint für *Piper Betel* in der Nr. 71 der im Jahre 1910 erschienenen Arbeit Johnson's sehr wahrscheinlich, es würde sich dann bei *Piper Betel* in der unteren durch die erste Zellwand geschaffenen Kammer wohl sofort zellulare Endospermbildung vermuten lassen, während für die obere nucleares Endosperm festgestellt ist. Doch bedarf dies natürlich der Nachuntersuchung und bleibt sonst nur reine Vermutung. Bei *Piper adunca* und *medium* ist jedoch ein solches Antipodengewebe nicht beobachtet, bei *Heckeria* eine schwache Vermehrung desselben, die hier eventuell auch einem unteren Endosperm entsprechen könnten, abgebildet. Es erübrigt nur mehr auf die große Übereinstimmung von manchen für *Heckeria* gegebenen Stadien mit *Peperomia* hinzuweisen.

Obwohl die hier ausgesprochenen Vermutungen über das Verhalten von *Piper* und eventuell auch von *Peperomia* während der ersten Endospermstadien außerordentlich ungewiß wird, so schien es doch am Platze, sie der Vollständigkeit halber zu äußern. Die gewiß auffallende Tatsache, daß innerhalb einer Reihe von Arbeiten eine irrtümliche Deutung vorliegen soll, erscheint durch die außerordentliche Schwierigkeit in der Beobachtung dieser Stadien und in dem so häufigen Fehlen der notwendigen Schnitte wohl erklärlich. Auch bei Nymphaeaceen sind lange Zeit aus dem gleichen Grunde, wegen der großen Schwierigkeit in der Feststellung der ersten Teilungswand falsche Deutungen gegeben worden und wurde erst im Laufe einer langen Reihe von Untersuchungen eine Klärung der Verhältnisse erreicht.

Für die beiden zumeist in die Nähe der *Piperales* gestellten Familien, den *Lacistemonaceae* und *Chloranthaceae*, liegen Befunde von Johnson vor. Während sich bei den *Lacistemonaceae* ein vielkerniger Wandbelag findet, bilden die *Chloranthaceae* zellulares Endosperm aus.

Unter den *Hamamelidales* ist bisher in dem hier behandelten Sinne nur *Hamamelis virginiana* bearbeitet worden, bei welcher Shoemaker wohl nucleares Endosperm, aber sehr schnelle Wandbildung beobachtet hat. Ein Auswachsen der Makrospore scheint nicht aufzutreten.

Unter den *Tricoccae* wurden von Modilewsky eine Reihe von Formen untersucht, doch nie eine Längsstreckung des Embryosackes erwähnt oder abgebildet. Was die Endospermbildung betrifft, so hat er bereits 1908 für *Euphorbia procera* die nucleare Entwicklung nachgewiesen und im Jahre 1910 die typische, also nucleare Ausbildung auch für andere Formen erwähnt.

Die ganzen *Centrospermae* zeigen, so weit Einsicht in die bisher darüber vorliegende Literatur genommen werden konnte, ein ganz auffallend gleichartiges Verhalten, indem alle nucleares Endosperm, und zwar soweit festgestellt ist, als Wandbelag ausbilden und, mit Ausschluß der Cacteen, einen außerordentlich großen, die Länge der ganzen Samenanlage einnehmenden Embryosack aufweisen. Dies ist für die *Chenopodiaceae* aus Hegelmaier's Morphologie des Dicotylenendosperms, für die *Phytolaccaceae*, wo sich der Embryosack bis zur Chalaza erstreckt, aus der Arbeit von Lewis, für die *Nyctaginaceae* ebenfalls aus Hegelmaier zu ersehen. Unter den *Portulacaceae* hat Cook für *Claytonia Virginica* ebenfalls einen die Länge der ganzen Samenanlage einnehmenden Embryosack und einen nuclearen Wandbelag nachgewiesen. Die *Caryophyllaceae* sind vielfach untersucht und auch hier eine außerordentlich langgestreckte Makrospore mit nuclearem Wandbelag nachgewiesen worden.

In all den hier genannten Familien der Centrospermen dürfte der so außerordentlich verlängerte Embryosack ein Makrosporenhaustorium darstellen. Daß diese Behauptung jedenfalls für die *Caryophyllaceae* berechtigt ist, kann daraus ersehen werden, daß die Makrospore, dieser Funktion entsprechend, bei einzelnen Formen oft durch Ausbildung seitlicher, in den Nucellus eindringender Divertikel, die Hegelmaier mit den Haustorien der *Scrophulariaceae* und anderer vergleicht, eine Weiterentwicklung erfahren hat. Soweit bis jetzt untersucht, machen, wie aus der Arbeit d'Hubert's zu entnehmen ist, die *Cactaceae* durch Ausbildung eines kurzen, dicken Embryosackes eine Ausnahme, schließen sich aber in der Ausbildung eines nuclearen Endosperms den anderen Familien der *Centrospermae* an.

Ein Vergleich der ganzen Monochlamydeen in bezug auf die hier behandelten Merkmale ergibt wohl bemerkenswerte Verhältnisse. Unter allen diesbezüglich untersuchten Reihen finden sich nur zwei, die zellulares Endosperm zur Entwicklung bringen, und zwar sind dies auffallenderweise gerade zwei Reihen, deren Stellung im Systeme noch sehr umstritten ist. Die ganzen *Verticillatae, Fagales, Inglandales, Urticales, Polygonales* und *Centrospermae* sind durch einen außerordentlich langgestreckten Embryosack ausgezeichnet, dessen haustoriale Funktion in vielen Fällen durch stark angeschwollene Endospermkerne oder durch Ausbildung seitlicher Divertikel zum Ausdruck kommt. All diese Reihen besitzen nucleares Endosperm, das wohl allgemein als Wandbelag auftreten dürfte. Von den beiden, im Gegensatz zu diesen zellulares Endosperm ausbildenden Reihen schließen sich die *Santalales* durch eine bei den Loranthaceen, Santalaceen und Myzodendraceen auftretende haustorielle Streckung des Embryosackes den genannten Formen an. Die *Piperales* sind durch die große Mannigfaltigkeit der hier behandelten Verhältnisse gekennzeichnet, deren Ausbildungsformen wohl durch Übergänge verbunden sind, so daß sie bei gründlicher Aufnahme der Spezialuntersuchungen und auf diesen basierendem Vergleich ein Bild der Entwicklung dieser Reihe geben dürfen. Die *Hamamelidales* weisen wohl ebenso wie die *Tricoccae* nucleares Endosperm und einen Embryosack normaler Länge auf.

Unter den *Dialypetaleae* zeigen die *Polycarpicae* was die hier behandelten Merkmale betrifft, ein sehr verschiedenartiges, keineswegs gleichmäßiges Verhalten. Es finden sich unter den untersuchten Familien einerseits solche, die durchwegs nucleares Endosperm zur Ausbildung bringen wie die *Myristicaceae, Ranunculaceae* und *Magnoliaceae*, während andere, wie die *Aristolochiaceae, Anonaceae, Sarraceniaceae, Ceratophyllaceae* und *Nymphaeaceae* ausnahmslos zellulares Endosperm zur Ausbildung bringen.

Dies ist für die *Aristolochiaceae* von Hofmeister bei *Aristolochia* und *Asarum* beschrieben; während der Embryosack bei der erstgenannten Gattung meist durch eine größere Zahl von

Querwänden in Kammern zerlegt wird, dürfte die Anzahl derselben bei *Asarum* vielleicht kleiner sein.

Was die *Rafflesiaceae* betrifft, so wurde *Cytinus hypocystis* schon von Hofmeister unter die Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellenteilung wachsenden Endosperm aufgenommen, ohne daß hier die Schilderung der entsprechenden Entwicklungsstadien gegeben wird. Bernard geht in seiner 1903 erschienenen, vortrefflichen Arbeit nicht auf die genaue Schilderung der ersten Endospermteilungen ein, er sagt nur »Le sac . . . divise son noyau et donne naissance à l'albumen dont les cellules se divisent par voie karyokinétique«, womit wohl die Ausbildung von zellularem endosperm gemeint ist.

Für *Pilostyles* gibt Endriss die Ausbildung von nuclearem Endosperm an, das sich nach Ernst und Schmid gleichfalls bei *Rafflesia* findet. Die *Rafflesiaceae* dürften daher verschiedene Formen der Endospermbildung umfassen und immer einen Embryosack normaler Länge zur Entwicklung bringen.

Dagegen scheinen die Ranunculaceen stets nucleares Endosperm zu besitzen, das bei *Thalictrum*, *Batrachium*, *Nigella*, *Ranunculus* und *Anemona* als Wandbelag auftritt, woraus wohl auf das verbreitete, vielleicht allgemeine Vorkommen dieser Entwicklungsform geschlossen werden darf.

Ganz abweichend von diesen Reihen verhalten sich die nahverwandten Nymphaeaceen, die wohl in all ihren drei Unterfamilien zellulares Endosperm aufweisen, dasselbe jedoch in drei verschiedenen Modifikationen zur Ausbildung bringen. Für *Nelumbo* gibt York folgende Beschreibung des Vorganges: »The first division of the definitive nucleus occurs about the time of the formation of the two celled embryo and a very delicate wall is formed between the daughter nuclei which divides the embryosac into two chambers. A division of one the two endosperm nuclei thus formed takes place and a second wall is formed across the sac so that there are then three superposed compartments. It seems that all three of the daughter nuclei continue to divide until the whole sac is filled

with endosperm extending far down into the space formed by the dissolution of the tissue of the ovule below the base of the embryo-sac. The development of the endosperm after the three-celled stage begins at the upper end, but there is no large vasicular cell developed at the lower end of the sac, as Cook reported for *Castalia odorata.* At first the endosperm-cells are quite large, but as the division continues the cell become much smaller, walls continue to been formed between the dividing nuclei until the endosperm is fully developed, no free cell formation taking place, so far as observed, at any stage of the process.«

Aus dieser vorzüglichen Schilderung ist zu ersehen, daß *Nelumbo* ausschließlich zellulares Endosperm zur Ausbildung bringt, das zuerst durch mehrere Querwände den Embryosack in drei Kammern teilt, deren oberste, wie die beschleunigte Entwicklung anzeigt, etwas bevorzugt ist. Haustoriumbildung findet nicht statt. Ganz anders wie *Nelumbo* verhalten sich die beiden anderen Familien der *Nymphaeaceae*, deren Untersuchung vor allem Cook zu danken ist. Sowohl bei den *Cabomboideae* als auch bei den *Nymphaeoideae* wird die Makrospore nur durch eine der ersten Kernteilung folgende Querwand in zwei Kammern geteilt, die ein vollkommen verschiedenartiges Verhalten zeigen. Diese Querwand ist außerordentlich zart und ist lange Zeit der Beobachtung entgangen. Sowohl bei den *Cabomboideae* als auch bei den *Nymphaeoideae* wächst nun die untere Kammer zu einem Haustorium aus, das verschiedenartige Form und Größenverhältnisse aufweist. Die mächtigste Ausbildung erreicht es bei den untersuchten *Cabomboideae*, bei *Cabomba* und *Brasenia*, wo es hantelförmig ist und sich durch die Länge des ganzen Ovulums erstreckt. Die gleiche Gestalt und ähnliche Größenverhältnisse zeigt das Haustorium von *Nymphaea*, während dasselbe bei *Nuphar* viel kleiner und mehr keilförmig gestaltet ist; noch geringer ausgebildet erscheint es bei *Castalia*, *C. odorata*, wo es nur die Länge des halben Ovulums besitzt, während es bei anderen Spezies wie *C. ampla* noch kürzer erscheint. Auch für *Victoria* und *Euryale* wurde durch Weberbauer nur ein ganz kleines

Haustorium beschrieben. Aus diesem Vergleich ist zu ersehen, daß die Größe der Haustorienbildung bei den *Nymphaeoideae* von *Victoria, Euryale* und *Castalia* bis zu *Nymphaea* zunimmt, daß die maximale Entwicklung desselben jedoch bei den *Cabomboideae* erreicht wird, zu denen *Nymphaea,* was Gestalt und Größe des Haustoriums betrifft, einen Übergang bildet. Während zwischen diesen beiden Unterfamilien der *Nymphaeaceae* in der Ausbildung der unteren Kammer nur ein quantitativer Unterschied herrscht, zeigen sie in der Entwicklung der oberen Kammer eine viel größere Abweichung voneinander, obwohl hier bei beiden das ganze Endosperm entwickelt wird. Cook hebt bereits hervor, daß die Endospermbildung hier zwei ganz verschiedene Typen aufweist, indem bei *Nymphaea, Castalia* und *Nelumbo* während der ganzen Entwicklungszeit zellulares Endosperm auftritt, während bei *Brasenia* und *Cabomba* Zellwandbildung erst in der späteren Entwicklungszeit stattfindet. Da es sich hier nur um einen zeitlichen Unterschied in der Wandbildung handelt, so dürften diese beiden Bildungstypen auch durch Übergänge miteinander verbunden sein. So stellen die Nymphaeaceen und Cabomboideen eine gerade Entwicklungsreihe in dem Sinne dar, daß die untere Kammer eine Vergrößerung, die Endospermbildung der oberen Kammer dagegen eine Reduktion von zellularer zu nuclearer Ausbildung erfährt.

Ein Vergleich dieser Verhältnisse mit den bei *Nelumbo* festgestellten, läßt auch hier eine klare Beziehung erkennen, indem die bei den beiden zuletzt behandelten Unterfamilien in steigender Entwicklung befindliche Kammer sich hier vom übrigen Teil des Endosperms nur durch die verspätete Teilung unterscheidet und das ganze Endosperm hier zellular entsteht.

Man kann daher ersehen, daß die *Nymphaeoideae* eine Mittelstellung zwischen den beiden anderen Unterfamilien einnehmen, was sich einerseits in der Entwicklung der unteren Kammer, andrerseits in der Ausbildung des zellularen Endosperms in der oberen Kammer ausspricht. Die *Nymphaeaceae* erscheinen daher, was diese Merkmale betrifft, als eine Entwicklungsreihe, deren erstes Glied, die Nelumbonoideen eine

dreikammrige Makrospore mit schwach betonter unterster Kammer und durchwegs zellulares Endosperm ausbildet, während die abgeleiteten Formen, die *Cabomboideae*, durch die mächtigste Ausbildung der basalen haustoriellen Kammer und durch die Entwicklung von nuclearem Endosperm aus der oberen Kammer ausgezeichnet sind.

Andere Verhältnisse, wie die hier beschriebenen, zeigen sich bei den *Anonaceae* die von Herms in *Asimina triloba*, in *Anona Cheirimolia* von Nicolasi Roncati, in *Uvaria Lowii* von Voigt beschrieben sind. Hier findet bei der Entwicklung des Endosperms zuerst die Ausbildung zahlreicher Querwände statt, so daß eine Reihe übereinander gelagerter Zellen, also ein strickleiterähnliches Stadium resultiert. Erst später tritt eine Teilung dieser Zellen in anderer Richtung ein.

Die *Ceratophyllaceae* sind ebenfalls durch die Ausbildung von zellularem Endosperm ausgezeichnet, dessen genaue Entwicklung von Strasburger in folgender Weise beschrieben ist: »Zuerst wird durch eine quere Scheidewand der Embryosack in zwei Hälften zerlegt. Die zur Chalaza gekehrte Hälfte teilt sich zunächst nicht weiter und ihr Kern schließt sich meist, wenn auch nicht immer, den Antipoden an. Die der Mikropyle zugewandte Hälfte zerfällt hingegen sofort durch eine quere Wand wiederum in zwei gleiche Hälften, die sich ähnlich wie zuvor die beiden ersten Hälften des Embryosackes verhalten, indem zunächst nur die der Mikropyle nähere die Endospermbildung fortsetzt. Auch in dieser letzteren pflegt sich noch derselbe Vorgang wie in den beiden vorhergehenden Zellgenerationen zu wiederholen, was nach einigen weiteren Teilungsschritten zur Bildung eines kleinzelligen Gewebes im Mikrophylende des Embryosackes führt.« Wir haben es daher bei *Ceratophyllum* mit zellularem Endosperm und einer vielkammerigen Makrospore zu tun, deren Kammern von der Chalaza zur Mikropyle an Größe abnehmen.

Die letzte Familie der *Polycarpicae*, die *Sarraceniaceae*, zeigen in der Ausbildung dieser Merkmale nach der von Shreve für *Sarracenia* gegebenen Darstellung die größte Ähnlichkeit mit den *Anonaceae*. Auch bei dieser Familie gelangt

zellulares Endosperm zuerst durch Entwicklung zahlreicher Querwände in Form eines strickleiterartigen Stadiums zur Ausbildung, während erst später Zellteilungen auch nach anderer Richtung des Raumes erfolgen.

Eine vergleichende Betrachtung der Entwicklung, welche die hier behandelten Merkmale innerhalb der ganzen bisher diesbezüglich untersuchten *Polycarpicae* gefunden haben, zeigt folgende Verhältnisse. Es finden sich hier einerseits Familien, welche stets nucleares Endosperm und einen mittelgroßen, nicht haustoriell verlängerten Embryosack ausbilden wie die *Myristicaceae*, *Magnoliaceae* und *Ranunculaceae*. Ein weiterer Vergleich dieser drei Familien bezüglich der Anordnung dieses Endosperms, respektive Vorkommens und Zeitpunktes seiner Wandbildung konnte nicht vorgenommen werden. Die *Rafflesiaceae* schließen sich diesen Familien in der Ausbildung eines kurzen, ungekammerten Embryosackes an, weisen aber z. B. bei *Cytinus* wahrscheinlich auch zellulares Endosperm auf. Ob die bei den drei erstgenannten Familien gefundene Übereinstimmung in der Ausbildung des Embryosacks und des nuclearen Endosperms auf eine Verwandtschaft schließen läßt, kann auf Grund der bisherigen Befunde nicht ausgesagt werden. Ebensowenig kann man die Frage beantworten, ob dem Verhalten der *Rafflesiaceae* eine Zwischenstellung zwischen diesen und den folgenden Familien entspricht. Dazu bedarf es erst genauerer Detailuntersuchung. Die anderen bisher bearbeiteten Familien der *Polycarpicae* zeigen ebenso wie *Cytinus* zellulares Endosperm, unterscheiden sich von dieser Gattung aber durch die stark verlängerte Makrospore und durch das Auftreten einer Kammerung, die durch die Lage der ersten Teilungsrichtungen bedingt ist. Die Zahl der so entstehenden Kammern ist jedoch verschieden. Sie ist scheinbar bei den *Anonaceae*, *Ceratophyllaceae* und *Sarraceniaceae* am größten, bei den *Aristolochiaceae* kleiner, sie beträgt bei *Nelumbo* nur mehr drei und sinkt bei den *Cabomboideae* und in gleicher Weise *Nymphaeoideae* auf zwei Kammern. Während bei den *Anonaceae*, *Sarraceniaceae* und *Aristolochiaceae* eine Differenzierung dieser Kammern zu fehlen scheint, tritt eine solche bei den anderen Formen

in verschiedener Weise und in verschiedenem Grade auf. Bei *Ceratophyllum* drückt sich dies in einer Größenzunahme der untersten gegenüber den anderen Endospermkammern und im Fehlen der weiteren Teilungen, bei *Nelumbo* dagegen nur insofern aus, als die Zellteilung in dieser Kammer verspätet eintritt. Die größte Differenzierung in der Kammerung weisen jedoch in aufsteigender Linie die *Nymphaeoideae* und *Cabomboideae* auf.

Phylogenetische Beziehungen auf Grund eines einzigen komplexen Merkmales ableiten zu wollen, ist natürlich hier ganz unmöglich, da Formen, die in dieser Hinsicht übereinstimmen, ebensowohl nahe Verwandte als entfernte Endglieder verschiedener, die gleiche Entwicklung zeigender Zweige darstellen können. Es ist nur möglich, auf ganz auffallende Verhältnisse hinzuweisen und Vermutungen zu äußern, die der Nachprüfung auf Grund anderer Merkmale bedürfen.

So wird man vielleicht annehmen können, daß die hier festgestellten Verhältnisse bei den *Anonaceae, Ceratophyllaceae* und *Nymphaeaceae* den Verwandtschaftsbeziehungen entsprechende Übergänge darstellen. Die bei den *Anonaceae* eine Reihe strickleiterförmig übereinanderliegende, gleichartige Kammern aufweisende Makrospore zeigt bei den *Ceratophyllaceae* noch die gleiche Anzahl von Kammern, jedoch durch verstärktes Wachstum und mangelnde Teilung der untersten Kammer bereits eine Differenzierung. Diese Differenzierung ist bei *Nelumbo* viel geringer, dagegen schließt diese Gattung sich durch die geringere Anzahl von Kammern den beiden folgenden Familien an. Diese erscheinen daher nicht genau als direkte Fortsetzung der *Nelumbonoideae*, sondern dürften gleichsam als ein zwischen den *Ceratophyllaceae* und den *Nelumbonoideae* entsprungener Seitenast aufzufassen sein, da sie mit diesen in der Verringerung der Anzahl der Kammern, mit jenen in der Ausbildung der unteren Zellkammer übereinstimmen. Diese beiden Familien scheinen jedoch eine durch *Nymphaea* verbundene gerade Entwicklungsreihe darzustellen, indem sie beide nur zwei Zellkammern zur Entwicklung bringen, deren untere sich zu

einem bei *Cabomba* die maximale Größe erreichenden Haustorium auswächst, während die Endospermbildung in der oberen Kammer eine Reduktion von der zellularen zur nuclearen Form aufweist.

Die *Rhoeadales* zeigen, soweit die Literaturerkenntnis, respektive die bisherigen Untersuchungen reichen, sowohl bei den *Papaveraceae*, *Cruciferae* als auch den *Resedaceae* stets nucleares Endosperm. Dieses soll bei *Hypecoum* nach Guignard, bei *Corydalis* nach Tischler, bei *Capsella* nach Guignard, bei *Alyssum* nach Riddle als Wandbelag auftreten. Was das Vorkommen und den Zeitpunkt der Wandbildung betrifft, wurde zum Teil in der Literatur nichts Einschlägiges gefunden, zum Teil eine Zusammenstellung unterlassen. Was die Ausbildung des nuclearen Endosperms betrifft, zeigen die *Rhoeadales* daher innerhalb der *Polycarpicae*, zu welchen sie in Beziehung gebracht wurden, nur zu den *Ranunculaceae*, *Myristicaceae* und *Magnoliaceae* unter den bisher bearbeiteten Familien eine Analogie. Hervorgehoben soll ferner werden, daß man unter den *Rhoeadales* bei *Hypecoum* und *Capsella* eine haustorielle Vergrößerung von Suspensorzellen nachgewiesen hat.

Die *Parietales* zeigen bezüglich der hier behandelten Merkmale ein sehr verschiedenartiges Verhalten, obwohl bisher nur ein kleiner Teil der hierher gehörigen Familien diesbezüglich bearbeitet worden ist und manche Untersuchungen auch erst der Nachprüfung bedürfen.

Unter den *Loasaceae* hat Hofmeister vor allem bei *Loasa* zellulares Endosperm nachgewiesen, das »die bauchige untere Hälfte des Embryosackes erfüllt: eine zylindrische Masse, zusammengesetzt von einer einfachen Längsreihe scheibenförmiger Zellen, der Nachkommenschaft einer wiederholt quer geteilten, einzigen Urmutterzelle«, ein Gewebe, das später »durch lebhafte Zellenvermehrung nach allen Richtungen an Umfang und Zellenzahl rasch zunimmt«. Wir haben daher wohl zellulares Endosperm und einen gekammerten Embryosack vor uns, dessen oberste Kammer hier besonderes Wachstum zeigt.

Bei den *Droseraceae* wurde von Hofmeister ebenfalls zellulares, durch »wiederholte Zweiteilung des Embryosackes« entstehendes Endosperm festgestellt.

Dagegen dürfte den *Passifloraceae* nach Hofmeister und den *Violaceae* nach Strasburger und Bliss nucleares Endosperm zukommen, wie es von Himmelbauer auch bei *Datisca* nachgewiesen wurde. Dagegen hat Soltwedel bei *Begonia Froebelii*, der einzigen diesbezüglich untersuchten *Begoniacae*, eine vollständige Unterdrückung des Endosperms festgestellt.

Die *Guttiferales* sind embryologisch überhaupt noch sehr wenig bearbeitet; da in Treub's ausführlicher Arbeit auf die hier behandelten Merkmale nicht mehr hingewiesen wird, war es nicht möglich, einen Einblick in ihr diesbezügliches Verhalten zu gewinnen.

Auch über die *Columniferae* liegen nicht viele embryologische Befunde vor. Es konnte, was die hier behandelten Merkmale betrifft, nur eine Angabe Soltwedels gefunden werden, der für die *Malvales* nucleares Endosperm angibt.

Dagegen sind die *Gruinales* wieder relativ gut bearbeitet. Die Linaceen, die schon früher von Hofmeister, Guignard und Hegelmaier untersucht worden waren, besitzen nach Billings nucleares Endosperm und ein oft eigenartiges, durch eine sekundäre Einschnürung in zwei Kammern geteiltes Makrosporenhaustorium. Eine ähnliche Bildung scheint den anderen *Gruinales* zu fehlen.

Mit den *Linaceae* stimmen die *Geraniaceae* darin überein, daß sie wohl einen manchmal mächtigen, massigen Suspensor, niemals aber, so weit bisher festgestellt, ein durch die Mikropyle dringendes Suspensorhaustorium entwickeln. Dieses erscheint bei *Oxalidaceae* nur angedeutet, gelangt aber bekanntermaßen bei den *Tropaeolaceae*, in gleicher Weise wohl auch bei den *Balsaminaceae* zur höchsten Entwicklung. Bei den *Oxalidaceae* beschreibt Hammond diese Bildung folgendermaßen: »The two suspensor cells thus formed by division together with the basal cell flatten against the wall of the integuments and give a footlike appearance and forme an

haustoriumlike organ . . .« Die *Tropaeolaceae* weisen dagegen, gemäß den Befunden Leidickes, ein gewaltiges mehrschenkeliges Endospermhaustorium auf und die von Longo bearbeiteten *Balsaminaceae* entwickeln eine das gleiche Bild bietende, scheinbar vollkommen gleichwertige, wohl fälschlich als Endospermhaustorium gedeutete Bildung.

Longo schildert die Entwicklung dieses stark verzweigten Haustoriums folgendermaßen: »Avvenuta la fecondazione mentre l'oospora si mantiene indivisa, proco della divisione del nucleo secondario e ben presto una cellula endospermica, in alto, vicino all'oospora si differenzia nettamente, ed, accrescendosi verso l'alto, penetra nel canale micropilare lo percorre e fuoresce dal micropile«. Daß es sich bei *Balsamina* tatsächlich um ein Endospermhaustorium handeln soll, erscheint ganz unwahrscheinlich. Longo sagt einerseits, daß die Bildung schon bald nach der Teilung des sekundären Embryosackkerns auftritt, was eine Endospermzellbildung voraussetzt, da es eine Zelle ist, die auswachsen soll, während er selbst in seiner Abbildung einen nuclearen Wandbelag darstellt. Man müßte daher annehmen, daß es in diesem Falle zu einer Kammerung des Embryosackes kommt, die untere Kammer einen nuclearen Wandbelag, die obere nur ganz wenige Zellen ausbildet, deren eine zum Haustorium auswächst. Dergleichen wurde aber von Longo nicht erwähnt und scheint in Anbetracht dessen, daß sich bei allen verwandten Familien nur ein nuclearer Wandbelag findet, ganz unwahrscheinlich. Noch unwahrscheinlicher erscheint eine solche Deutung, wenn man berücksichtigt, daß die ganzen *Gruinales* durch eine Rückbildung des Endosperms gekennzeichnet sind, was in der außerordentlichen Verspätung der Wandbildung zum Ausdruck kommt. Davon machte, wie bisher festgestellt, nur *Geranium* bis zu einem gewissen Grade eine Ausnahme, da Zellwandbildung im Endosperm hier schnell der Befruchtung folgt, während alle anderen Formen noch bei weit vorgeschrittener Embryonalentwicklung nucleares Endosperm aufweisen. Dies ist, wie aus Longos Abbildung zu ersehen, auch bei *Impatiens* der Fall, wo das Haustorium bereits bedeutende Dimensionen angenommen hat, ohne daß im

protoplasmatischen Wandbelag eine Zellwand aufgetreten wäre. Auf Grund dieser Betrachtung und der großen Übereinstimmung der bei *Impatiens* festgestellten Bildung mit dem Suspensorhaustorium des nahe verwandten *Tropaeolum* darf man wohl annehmen, daß es sich hier um eine irrtümliche Deutung handelt und daß die beiden Organe morphologisch gleichwertig sind, indem beide Suspensorhaustorien darstellen.

Was das Endosperm betrifft, so tritt dieses, wie bereits erwähnt, sowohl bei den *Linaceae* als auch bei den *Oxalidaceae*, *Balsaminaceae* und *Geraniaceae* als nuclearer Wandbelag auf, in welchem es erst in einem späten Stadium, wenn Embryo und Haustorium bereits entwickelt sind, zur Wandbildung kommt. Nur *Geranium* ist durch ein stärker entwickeltes Endosperm ausgezeichnet, was sich nicht nur in der früheren Wandbildung, sondern auch in einer relativen Vergrößerung der Zellen im oberen Teil der Makrospore ausspricht. Aüs dieser Darstellung ist zu ersehen, daß die *Gruinales* in der Ausbildung eines nuclearen, späte Wandbildung aufweisenden Embryosackes übereinstimmen und eine Aufwärtsentwicklung des bei den *Linaceae* noch kleinen, bei den *Geraniaceae* massigen Suspensors zu einem Haustorium aufweisen.

Die *Terebinthales* zeigen, soweit sie bisher untersucht sind, bezüglich des hier behandelten Merkmales vollkommene Übereinstimmung. Für die *Hippocastanaceae*, *Aceraceae* und *Melianthaceae* hat Guérin einen nuclearen Wandbelag mit späterer Wandbildung festgestellt.

Das gleiche wurde von ihm und Perrot bei den *Lapindaceae*, von Schadowsky für die *Polygalaceae*, von Soltwedel bei den *Rutaceae* beobachtet. Es scheinen daher alle *Terebinthales* einen Embryosack normaler Länge und einen Wandbildung aufweisenden nuclearen Wandbelag gemeinsam zu haben.

Die gleichen Verhältnisse wurden unter den *Celastrales* von Soltwedel für die *Celastraceae*, von Riddle und Guérin für die *Staphyleaceae* nachgewiesen.

Für die folgende Reihe der *Rhamnales* konnten diesbezüglich keine Angaben gefunden werden, dagegen zeigen die *Rosales*, was die hier behandelten Merkmale betrifft, keineswegs ein gleichartiges Verhalten.

Innerhalb der *Crassulaceae* finden sich Formen, welche zellulares Endosperm in Form zweier Zellkammern zur Ausbildung bringen, deren untere zu einem mächtigen Haustorium heranwächst, während die obere nucleares Endosperm, und zwar nicht in Form eines Wandbelags ausbildet.

Dieses Verhalten zeigen die Gattungen *Sempervivum, Bryophyllum* und *Sedum*, letztere vielleicht nicht in allen Spezies, während *Crassula* wahrscheinlich überhaupt keine Kammerungen aufweisen dürfte. Den beiden erstgenannten Gattungen der *Crassulaceae* ist es auch gemeinsam, daß der Suspensor haustoriumartig in die Micropyle eindringt, wo er sich bei *Sempervivum* reich verzweigt. *Sedum* dagegen weist einen massigen Suspensor auf, der mit einer mächtigen, wahrscheinlich auch haustoriellen obersten Zelle versehen ist, jedoch nicht in die Mikropyle hinausdringt, sondern den Embryo in die Makrospore hineinschiebt.

Ebenso wie die Familie der *Crassulaceae* bezüglich dieses Merkmals nicht einheitlich ist, verhält es sich auch mit den *Saxifragaceae*. Innerhalb dieser Familie hat *Saxifraga granulata* in der Arbeit von Juel eine vollständige Darstellung erfahren, der bezüglich der hier behandelten Merkmale folgendes zu entnehmen ist: »Die Endospermbildung bei *Saxifraga granulata* zeigt ein ungewöhnliches Verhalten schon darin, daß sie mit einer Zellteilung anfängt und dann mit freier Kernteilung fortsetzt, um endlich wieder zur Zellteilung überzugehen.« Nach der ersten Teilung des Endospermkerns zerfällt »der ganze Zellkörper des Embryosacks in eine kleinere basale, etwa trichterförmige und nach oben gewölbte Zelle und eine größere, den übrigen Embryosackraum in sich fassende Zelle. Zwischen den beiden so gebildeten ersten Endospermzellen wird keine Zellulosewand angelegt, aber die Plasmahaut, die sie trennt, bildet während der folgenden Entwicklung eine scharfe Grenze zwischen

zwei verschiedenen Abteilungen des Endosperms, die ich als das basale und das zentrale Endosperm bezeichnen möchte. In den beiden primären Endospermzellen treten dann Kernteilungen auf, vorläufig ohne daß Zellteilung erfolgt. In der basalen Zelle entstehen vier in einer transversalen Fläche gelagerte Kerne. In der zentralen Zelle halten die Kernteilungen längere Zeit an, so daß in der völlig ausgewachsenen Samenanlage diese Zelle wohl etwa 30 wandständige Kerne enthält.« »Zwischen den Kernen werden nach der letzten Teilung plasmatische Wände angelegt.« Wir haben es nach dieser Schilderung bei *Saxifraga* daher mit zellularem Endosperm zu tun, das in Form zweier Zellkammern auftritt, deren obere alle das eigentliche zentrale Endosperm als ursprünglich nuclearen, später zellenbildenden Wandbelag ausbildet, während die untere Kammer sich zuerst in vier, später in acht Zellen teilt, welchen Juel eine Nährstoff speichernde Funktion zuschreibt. Diese Gattung schließt sich daher, was die Endospermbildung betrifft, einigen Gattungen der Crassulaceen nahe an, weist aber auch einige Unterschiede auf, die zum Teil auf die innerhalb dieser Entwicklungslinie stattfindende Reduktion des Endosperms zurückgeführt werden können. Während bei *Sempervivum* zwischen dem zentralen und basalen Endosperm ebenso wie bei den *Nymphaeaceae* eine Cellulosewand auftritt, soll dieselbe nach Juel bei *Saxifraga* fehlen. Ferner tritt hier zum Unterschiede zu *Sempervivum* und den *Nymphaeaceae* das zentrale Endosperm als Wandbelag auf, was, wie schon Hofmeister hervorhebt, einer Rückbildung derselben entspricht. Das bei *Sempervivum* noch einzellige, höchstens zwei Zellkerne aufweisende basale Endosperm erscheint hier nicht mehr so extrem haustoriell ausgebildet, indem es in vier, respektive acht Zellen bedeutend geringerer Dimension zerfällt. Unter den anderen bisher diesbezüglich untersuchten Saxifragaceen ist eine ähnliche Endospermbildung nicht beobachtet worden. Bisher wurde von Eichinger bei *Chrysosplenium alternifolium* nucleares Endosperm in Form eines Wandbelages, in dem nur langsame Zellbildung stattfindet, von Eichinger und Chodat für *Parnassia* nucleares Endosperm nachgewiesen. Der Embryosack, der bei *Philadelphus* nach Elst langgestreckt erscheint und in die

Mikropyle hineinwächst, scheint bei manchen *Saxifragaceae* schon bedeutend geringere Dimensionen aufzuweisen.

Bei den *Podostemonaceae* ist derselbe außerordentlich kurz und bringt nach Went überhaupt kein Endosperm mehr zur Entwicklung.

Die andern großen Familien der *Rosales,* die *Rosaceae*, die *Mimosaceae* und *Papilionaceae* weisen stets nucleares Endosperm in Form eines Wandbelages auf.

Bei den *Rosaceae* erscheint der ganze Embryosack sehr stark vergrößert und dürfte stets einem Makrosporenhaustorium entsprechen. Bei den Pruneen findet sich nach Went innerhalb des mikropylaren und chalazalen Embryosackteils insofern eine Differenzierung, als nur in der oberen Hälfte eine Wandbildung des Endosperms stattfindet, während die Kerne des Wandbelags im unteren Teile eine Fragmentation zeigen, ohne sich mit Zellwänden zu umgeben. Die Form des haustoriellen Embryosacks ist ganz verschiedenartig, er erscheint bei manchen Pruneen als Doppelhantel, sonst keulenförmig, mehr oder weniger oval.

Bei den *Mimoseae* findet sich in gleicher Weise ein nuclearer Wandbelag, in welchem es wie bei den Pruneen nur im oberen Teile zur Wandbildung kommt, während die Kerne an der *Chalaza* hypertrophieren.

Den *Mimoseae* schließen sich die *Caesalpinioideae* in der Ausbildung eines großen, wahrscheinlich haustoriellen Embryosacks und eines nuclearen, Wandbildung aufweisenden Endosperms an. Bei den *Papilionatae* findet sich wohl auch eine stark vergrößerte Makrospore und ein nuclearer Wandbelag, doch kommen bezüglich der Zellwandbildung drei verschiedene Verhältnisse vor. Während sich bei Formen mit schwachen Suspensoren schon in frühen Stadien Endospermzellwände bilden, treten dieselben bei Gattungen mit starken Suspensoren sehr spät, bei den *Vicieae* überhaupt nicht auf. Guignard hat auf diese Beziehung zwischen Suspensor und Endospermentwicklung bereits hingewiesen.

Das höchstdifferenzierte Makrosporenhaustorium findet sich unter den *Papilionatae* bei *Phaseolus*; dies war lange

Zeit der Beobachtung entgangen und ist erst in letzter Zeit von De Bruyne in klarster Weise dargestellt worden. Während man früher angenommen hatte, daß *Phaseolus* ebensowenig wie die Vicieen Zellwände zur Ausbildung bringt, sagt De Bruyne: »l'embryon, qui s'ébauche, plonge de toutes parts dans un plasmode parsemé de noyaux, sauf du côté supérieur où le suspenseur, implanté sur le sommet, le fixe au canal micropylaire. Mais, à un stade un peu plus avancé, quand l'embryon se montre déjà sous la forme globulaire, on voit se dessiner nettement dans la partie avoisinante de ce plasmode, des limites cellulaires, alors que, sur tout le reste du contenu du sac, les délimitations sont beaucoup moins prononcées. Presque dès le debut donc, on constate dans le contenu du sac embryonnaire une différentiation: d'une part, un tissu parfaitement caractérisé enveloppant l'émbryon, et de l'autre, un protoplasma pariétal parsemé de noyaux et à peine divisé en territoires cellulaires.« . . »Signalons encore dans l'enveloppe cellulaire l'existence d'une assise très peu distinct, mais que les objectifs à immersion permettent de découvrir et de poursuivre sur toute son étendue: elle est constitué de cellules aplaties, qui se touchent par leurs bords, et forment, en s'unissant, une membrane ininterrompue, mais extrêmement délicate.« . . . »Pendant que l'embryon s'accroît et que progressivement le nucellus s'épuise, le sac embryonnaire acquiert des dimensions toujours plus grandes et finit par occuper toute la loge ovulaire. Une coupe faite suivant l'axe de la graine nous la montre divisée en deux cavités très nettement séparées. L'une d'elles, tournée vers le micropyle, renferme l'embryon et je propose de l'appeler cavité embryonnaire; primitivement la plus petite, elle l'emportera plus tard par ses dimensions sur l'inferieurs. Celle-ci, remplie d'un liquide dans lequel nagent des petits éléments histologiques, mérite, le nom de cavité nutritive, attendu que son contenu devra servir à nourrir l'embryon pendant son développement.«

De Bruyne hebt selbst hervor, daß die auf diese Weise entstehende Kammerung des Embryosacks einen ganz anderen morphologischen Wert besitzt als jene, die bisher beschrieben worden ist. Während es in den anderen Fällen eine Zell-

membran ist, welche die beiden Kammern trennt, zeigt *Phaseolus* eine ganz eigenartige Bildung. Hier kommt in der oberen Kammer eine außerordentlich dünne, aus zahlreichen abgeplatteten, nur mit Hilfe der Immersion als solche erkennbaren Zellen bestehende Membran zur Entwicklung, welche den Embryo umgibt, längs der Innenwand der kubischen äußeren Endospermzellen hinabläuft und an der Grenze zur unteren Kammer den Embryosack quert. Dieser die obere Kammer umgrenzenden eigenartigen Membran entspricht in der unteren Kammer eine Schichte in Plasma eingebetteter Zellkerne, welche die ernährende Vacuole ringsum einschließt. Diese zwei verschiedenen Hüllen der beiden Makrosporenkammern verdanken ihre Entstehung dem an der Grenze der beiden Hohlräume in größerer Menge angesammelten Endosperm, das einerseits nach oben zu die abgeplatteten Zellen abschnürt, andrerseits gegen die untere Hälfte Zellen ausbildet, die zuerst starke Vacuolenbildung aufweisen und deren Zellwände schwinden: »on croirait les cellules entrées dans un stade de semiliquéfaction, car elles ont l'air de couler de leur siège vers la partie de la membrane qui entoure dans leur voisinage immédiat, la vacuole nutritive.«

Eine so genaue Darstellung dieses einzigartigen Befundes schien an dieser Stelle in Anbetracht dessen geboten, daß sich daraus ersehen läßt, wie innerhalb dieses Verwandtschaftskreises das gleiche physiologische Resultat entsprechend bestimmter Entwicklungstendenzen auf ganz verschiedene Weise erreicht wird.

Ein Vergleich der ganzen *Rosales* auf Grund der hier behandelten Merkmale ergibt folgende Verhältnisse. Diese Reihe schließt sich, wie bereits auf Grund anderer Merkmale festgestellt wurde, auch was die Endospermbildung betrifft, den *Polycarpicae,* und zwar unter diesen den *Nymphaeaceae,* respektive den *Cabomboideae* vollkommen an. *Sempervivum* und andere *Crassulaceae* bilden in gleicher Weise wie diese Unterfamilie zellulares Endosperm in Form zweier Zellkammern aus, von welchem sich die untere zu einem mächtigen Haustorium

entwickelt, während die obere allein, im Sinne des von Hegelmaier endogen genannten Typus, das nucleare Endosperm liefert. An *Sempervivum* und die entsprechenden *Crassulaceae* schließt sich *Saxifraga granulata* unmittelbar an, da diese Gattung ebenfalls einen zweikammerigen Embryosack aufweist, dessen untere Kammer nur vier bis acht Nährstoff speichernde Zellen ausbildet, während das ganze zentrale Endosperm als nuclearer Wandbelag aus der oberen Kammer hervorgeht. Diese Vertretung des endogenen Endospermtypus durch den peripherischen entspricht nach Hegelmaier einer Reduktion des Endosperms, wie wohl auch die geringere Größe der chalazalen Endospermzellen gegenüber den Chalazahaustorien der diese Differenzierung aufweisenden *Crassulaceae* und *Nymphaeaceae* als solche aufzufassen ist. Eine solche Reduktion des Endosperms tritt aber auch bereits in der Familie der *Crassulaceae* selbst bei Formen auf, die wahrscheinlich eine andere Entwicklungsrichtung darstellen und an welche *Saxifraga* nicht angeschlossen werden kann. Sie dürfte ebenso wie bei *Chrysosplenium* zur Ausbildung eines hier als Wandbelag auftretenden nuclearen Endosperms führen. Unter den *Saxifragaceae* wurde auch außer bei *Saxifraga* noch vielfach, vor allem aber bei *Philadelphus* eine stark verlängerte Makrospore gefunden. Dagegen scheint dieselbe z. B. bei *Ribes*-Arten bereits geringere Dimensionen aufzuweisen. An solche *Saxifrageae*, die einerseits reduziertes Endosperm, andrerseits einen kürzeren Embryosack entwickeln, dürften sich die *Podostemonaceae* anschließen lassen, deren außerordentlich kurzer Embryosack und die vollkommen fehlende Endospermbildung diese Familie als ein Endglied der in diesem Sinne erfolgenden Entwicklung erscheinen lassen. Doch sind die *Saxifrageae* selbstverständlich embryologisch überhaupt noch viel zu wenig untersucht, um auf Grund dieser Merkmale Vermutungen über einen etwaigen Anknüpfungspunkt der *Podostemonaceae* aussprechen zu können. Die anderen Familien der *Rosales*, sowohl die *Rosaceae* als auch die *Leguminosae*, erscheinen gegenüber den gekammertes Endosperm aufweisenden *Crassulaceae* insofern abgeleitet, als sie überhaupt nur mehr nucleares Endosperm, und zwar in Form eines Wandbelages zur Ausbildung bringen,

daß aber die bei den *Cabomboideae* das Wachstum einer Endospermzelle veranlassenden Faktoren hier zu einem mächtigen Makrosporenhaustorium führen. In diesen beiden Familien finden sich bezüglich der Endospermentwicklung insofern Entwicklungsstufen, als die Wandbildung bei ursprünglicheren Formen im ganzen Embryosack, bei abgeleiteten nur in der oberen Hälfte oder gar nicht auftritt. Die an der Chalaza liegenden freien Endospermkerne weisen durch ihre häufige Hypertrophie auf die haustorielle Funktion der Makrospore hin. Dieses Haustorium erreicht innerhalb der *Papilionatae* in der Gattung *Phaseolus*, durch Differenzierung des auch hier ursprünglich nuclearen Endosperms in einem ganz einzigartigen Sinne, eine bisher bei Makrosporenhaustorien nicht beobachtete Höhe der Entwicklung. Während dieses Organ bei den zellulares Endosperm aufweisenden Formen einer der beiden verschiedenartige Ausbildung zeigenden Zellkammern entspricht, entsteht hier die haustoriale Kammer durch die membranartige Anordnung ursprünglich rein nuclearen Endosperms innerhalb der Makrospore.

Aus dieser Darstellung ist zu ersehen, daß innerhalb dieses Formenkreises die Entwicklung zellularen Endosperms, wie es in der Chalazaregion von *Saxifraga* auftritt, keineswegs, wie Juel vermutete, ein spät erworbenes Merkmal darstellt, sondern daß wir es hier mit dem letzten Glied einer Zellteilung aufweisenden Reihe zu tun haben, deren Kontinuität von den *Anonaceae*, respektive den *Ceratophyllaceae* bis hierher zu verfolgen ist.

Es erübrigt in diesem Zusammenhange nur noch, auf die Entwicklung des Suspensors innerhalb dieses Verwandtschaftskreises hinzuweisen. Während derselbe bei den *Calomboideae* und *Nymphaeoideae* entweder vollkommen fehlt oder nur schwach fadenförmig entwickelt ist, erreicht er unter den *Crassulaceae* bei *Bryophyllum* und insbesondere bei *Sempervivum* einen ganz außerordentlich mächtigen, sonst nur bei *Orchideae* und den *Gruinales* beschriebenen Entwicklungsgrad. Daß dieses Auswachsen des Mikropylarhaustoriums innerhalb der Gattung *Sempervivum* einmal vor, ein andermal nach der Befruchtung erfolgt, erscheint nicht

von prinzipieller Bedeutung und verlangt wohl in Anbetracht dessen keine terminologische Differenzierung, als, vor allem infolge der Seltenheit dieses Vorkommens, keine Schwierigkeiten daraus erwachsen können. Während dieser Suspensor bei den beiden genannten Gattungen in die Mikropyle hineinwächst, erlangt er bei *Sedum* nach Rombach wohl auch eine kräftige Entwicklung, die sich insbesondere in der Vergrößerung der terminalen Zelle ausspricht, verlängert sich jedoch nur nach abwärts in die Makrospore selbst. Bei *Saxifraga* dürfte nach Juel's Abbildung, Tafel I, Nr. 10, und Tafel II, Nr. 17, die oberste Suspensorzelle bedeutende Dimensionen aufweisen. Eine haustorielle Bildung bei *Chrysosplenium*, die Eichinger auf eine Synergide zurückführt, dürfte wohl auch hier einer Suspensorzelle entsprechen. Eine ähnliche blasenförmige Vergrößerung der obersten Suspensorzelle ist bei den *Podostemonaceae* häufig. Bei den *Rosaceae* ist der Suspensor wohl mehr oder weniger, stets aber schwach entwickelt. Die *Leguminosae* erscheinen in dieser Hinsicht nicht einheitlich. Während dieses Organ den *Mimoseae* vollständig fehlt, ist es bei den *Caesalpinioideae* schwach, bei den *Papilionatae* den Entwicklungsstufen entsprechend in zunehmender Größe, bei den abgeleiteten Formen außerordentlich mächtig als Haustorium entwickelt. Dieses Haustorium ragt jedoch bei dieser Familie nicht in die Mikrophyle hinein, sondern erstreckt sich als Nahrungsspeicher in die Makrospore; es wird entweder wie bei den *Vicieae* aus ganz wenigen, aber zahlreiche Kerne aufweisenden oder wie bei den *Phaseoleae* aus zahlreichen einkernigen Zellen gebildet. In der Ausbildung dieses Suspensors drückt sich daher innerhalb der *Leguminosae* eine Verwandtschaftsbeziehung aus, indem die *Caesalpinioideae* die Zwischenstellung zwischen den beiden extremen Gliedern einnehmen.

Die den *Rosales* angeschlossene Reihe der *Myrtales* erscheint bezüglich des hier behandelten Merkmals nicht einheitlich, da sie bereits unter den wenigen bisher untersuchten Familien sowohl solche enthalten, die nucleares, als auch solche, die zellulares Endosperm aufweisen.

Für die *Penaeaceae* hat Stephens, für die *Thymelaeaceae* Winkler in einer Abbildung nucleares Endosperm scheinbar als Wandbelag angegeben. Das gleiche Vorkommen wurde von Modilewsky und Geerts bei den *Onagraceae* festgestellt.

Dagegen weisen die *Gunneraceae* nach Modilewsky's Untersuchung bei *Gunnera chilensis* zellulares Endosperm auf, dessen erste Teilungswand die Makrospore zu queren scheint. Die gleiche Endospermbildung hat Juel bei *Hippuris vulgaris* beschrieben, wo sich »bald nach der Befruchtung der Zentralkern teilt und dann eine Querteilung der großen zentralen Zelle, der Mutterzelle des Endosperms, in eine obere, ziemlich kurze, und eine längere, basale Zelle, erfolgt. . . . . In kurzen Embryosäcken folgen jetzt in beiden Zellen Längsteilungen, und zwar zwei solche Teilungsschnitte, so daß zwei Stockwerke von je vier langen, schlauchförmigen Zellen gebildet werden. In stärker verlängerten Embryosäcken erfolgt aber in der einen Zelle zuerst eine zweite Querteilung, . . . jedenfalls entstehen in diesen Fällen drei Stockwerke von je vier langen Zellen. . . . Jetzt treten in den Zellen des Endosperms Querteilungen ein, jedoch nur in den unteren Etagen.« Später nimmt die so entstehende Zellmasse eine ganz charakteristische Form an. »Die mittlere Partie wächst nämlich in die Breite, während die Endpartien ihren ursprünglichen Durchmesser beibehalten. Wir können daher von nun an von einem apikalen, einem zentralen und einem basalen Endosperm reden. Das apikale entspricht der ganzen obersten Etage des jungen Endosperms.«

Juel weist auf die Ähnlichkeit des basalen Endosperms von *Hippuris* und *Saxifraga* hin und vermutet, daß es sich auch in dem hier beschriebenen Fall um ein transitorisches Speicherorgan handelt.

Auf Grund so geringen Materials lassen sich innerhalb der *Myrtales* naturgemäß keine phylogenetischen Vermutungen aussprechen, es erübrigt nur auf die Übereinstimmung der beiden letztgenannten Familien mit den *Rosales* hinzuweisen.

Was die *Umbelliflorae* betrifft, so konnten auch hier nur wenige Angaben über die Endospermentwicklung aufgefunden

werden, die sowohl bei den *Umbelliferae* als auch bei den *Araliaceae* auf nucleares Endosperm hinweisen.

Aus der hier gegebenen Übersicht ist zu ersehen, daß die *Dialypetaleae*, soweit Literaturangaben gefunden wurden, einerseits Reihen mit ausschließlich nuclearem Endosperm wie die *Rhoeadales*, *Columniferae*, *Gruinales*, *Terebinthales*, *Celastrales* und *Umbelliflorae*, andrerseits solche mit beiderlei Art der Endospermbildung umfassen, wie die *Polycarpicae*, *Parietales*, *Rosales* und *Myrtales*.

Diese Übersicht ergibt, daß sich zellulares Endosperm innerhalb des *Dialypetalae* nur bei solchen Reihen findet, die sich von den *Hamamelidales* ableiten lassen, während dasselbe bei den an die *Tricoccae* angeschlossenen Reihen in keinem einzigen Falle gefunden worden ist.

Unter den *Sympetaleae* hat nur Soltwedel bei den *Plumbaginales* nucleares Endosperm festgestellt.

Die *Bicornes* sind dagegen bezüglich der hier behandelten Merkmale von einer größeren Zahl von Autoren in zahlreichen Formen untersucht worden. Insbesonders ist *Peltrisot* eine außerordentlich gründliche und umfassende Bearbeitung der *Ericaceae* zu danken. Die *Bicornes* verhalten sich, was die Endospermbildung betrifft, verschiedenartig. Für die *Clethraceae* hat Artopoeus nucleares Endosperm und eine sowohl in der Micropyle als auch in der Chalaza haustoriumartig vergrößerte Makrospore angegeben. Unter den *Pirolaceae* ist für die Gattung *Pirola* selbst bereits von Hofmeister die Ausbildung zellularen Endosperms nachgewiesen worden, indem sich hier nach Eintritt des Pollenschlauchs zuerst zwei oder drei Kammern bilden sollen, die sich bald darauf durch weitere Quer- später auch durch Längswände teilen. Bei *Monotropa Hypopytis* hat Koch das gleiche Verhalten nachgewiesen, da sich auch hier zuerst eine Querwand entwickelt und jede so entstandene Kammer sich dann durch parallele Wände teilt, so daß man hier eine Zeitlang ein strickleiterartiges Stadium vor sich hat. Die chalazale Endzelle dieser Reihe nimmt dann größere Dimensionen an und teilt sich nicht weiter. Die gleiche Art der Endospermbildung ist von Peltrisot

bei *Moneses* abgebildet und von Oliver für *Sarcodes* beschrieben worden, wo durch die ersten zur Makrosporenachse senkrecht verlaufenden Teilungsrichtungen ebenfalls vier über einanderliegende Zellen gebildet werden. Diesen vier bisher diesbezüglich untersuchten, den *Piroloideae* und den *Monotropoideae* angehörigen Pirolaceen, ist daher die Ausbildung zellularen Endosperms gemeinsam. Ein ganz anderes Verhalten zeigen dagegen die *Ericaceae,* wo nach Peltrisot's Untersuchungen nur unter den Andromedeen, nämlich bei *Pieris* nach der Abbildung eine den *Pirolaceae* entsprechende, bei *Cassandra,* nach der Schilderung, eine davon etwas abweichende zellulare Endospermbildung auftritt, die folgendermaßen dargestellt wird: »Peu de temps après la fécondation, on trouve dans le sac embryonnaire un certain nombre de noyaux et deux cloison transversales. La cloison supérieure isole la partie antérieure du sac où l'on peut voir l'oeuf, les synergides en voie de résorption et des noyaux d'albumen. La cloison inférieure isole également une partie chalazienne ou l'on trouve également des noyaux d'albumen et la trace des antipodes résoutées.« Die ersten Teilungsstadien des Endospermkerns sind daher nicht beschrieben, doch dürften diese aller Wahrscheinlichkeit nach ebenso zur Wandbildung führen, wie bei der nahverwandten Gattung *Pieris,* während die Kernteilungen in diesen so gebildeten Kammern erst später erfolgt. Von den anderen embryologisch untersuchten Andromedeen ist nur bei *Andromeda* selbst die Endospermbildung beschrieben, die hier ohne Bildung von Querwänden nuclear vor sich geht. Die gleichen Verhältnisse sind bei den Vaccinieen, Arbuteen, Ericeen und Rhodoraceen festgestellt worden.

Die *Bicornes* sind durch das Auftreten von Haustorien charakterisiert. Während bei den Formen mit zellularem Endosperm die beiden äußersten Endospermzellen dieses verstärkte Wachstum zeigen und zu einem Haustorium werden, bildet sich bei den nucleares Endosperm führenden Familien ein Makrosporenhaustorium aus, indem der Embryosack selbst stark auswächst und an seinen Enden blasenförmige Ausbuchtungen entwickelt, in welche einige Endospermkerne einwandern. Die Größe dieser Haustorien ist verschieden, sie

erreicht bei *Arbutus*, *Vaccinium* und *Calluna* ihr Maximum, ist bei Andromedeen und Rhodoreen bereits viel geringer, bei Ericeen insbesondere an der *Chalaza* sehr reduziert. Die geringsten Dimensionen weisen jedoch die Haustorien in ihrer Ausbildung als Endospermhaustorien bei den Monotropeen und Piroleen auf. Für *Sarcodes* und *Pieris* sind dieselben überhaupt noch nicht beschrieben, dürften jedoch in späteren als den bei der Untersuchung verfügbaren Stadien wohl auch auftreten. Ein Vergleich der *Bicornes* auf Grund des hier behandelten Merkmalkomplexes ergibt, daß sie einerseits Formen mit zellularer Endospermbildung umfassen, wie die ganzen *Pirolaceae* und einige *Andromedeae*, sonst aber nucleares Endosperm ausbilden. Die ganze Reihe erscheint ferner durch das Auftreten von Haustorien ausgezeichnet, die im Falle zellularer Endospermbildung nur schwach entwickelt sind und morphologisch einer Endospermzelle entsprechen, bei den anderen Formen eine verschiedene Größe zeigen und Ausstülpungen der Makrosporen darstellen.

Diese Verhältnisse der *Bicornes* erscheinen in Anbetracht dessen bedeutungsvoll als diese Reihe der *Sympetaleae* indirekt von den *Polycarpicae* abgeleitet wurde, welchen sie sich in den *Pirolaceae* und *Andromedeae* durch Ausbildung zellularen Endosperms und eines schwachen Haustoriums auch was die hier behandelten Merkmale betrifft, leicht angliedern lassen. Dagegen dürfte das Verhalten der nucleares Endosperm und ein Makrosporenhaustorium aufweisenden Formen, soweit sich ohne Kenntnis der *Guttiferales* überhaupt etwas sagen läßt, als abgeleitet erscheinen.

Für die *Primulales* konnten, im Gegensatz zum relativ großen Befundmaterial der *Bicornes*, fast keine diesbezüglichen Angaben gefunden werden. Aus der Arbeit von Jaensch ist nur zu entnehmen, daß die *Myrsinaceae* einen äußerst dünnen protoplasmatischen Wandbelag ausbilden, woraus wohl auf nucleares Endosperm geschlossen werden muß.

Für die *Diospyrales*, deren Embryologie noch sehr spärlich untersucht ist, scheint, was die Endospermbildung betrifft, noch nichts festgestellt zu sein.

Unter den *Convolvulales* findet man für *Cuscuta* vielfach die Entwicklung nuclearen Endosperms angegeben.

Eine Darstellung der Endospermentwicklung bei den Tubifloren und eine Ableitung von Verwandtschaftsbeziehungen auf Grund derselben ist mit außerordentlicher Schwierigkeit verbunden. Dies kommt vor allem daher, daß die Mehrzahl der Untersuchungen sehr lückenhaft ist oder nicht absolut zuverlässig zu sein scheint. Hiervon macht in erster Linie die vorzügliche Bearbeitung der Scrophulariaceen, die Schmid zu danken ist, eine rühmliche Ausnahme. Es dürfte daher am Platze sein, die diesbezüglichen Resultate zuerst zusammenzustellen und auf die Lücken und augenscheinlich irrtümlichen Auslegungen hinzudeuten, um dann einige auf diese Weise leicht nachprüfbare und ergänzungsfähige phylogenetische Vermutungen aussprechen zu können. Jedenfalls erscheint die Endospermentwicklung bei den Tubifloren keineswegs einheitlich, es dürften aber schon auf Grund der bisherigen Resultate einige dieser Typen miteinander in Beziehung zu setzen sein.

Bei den Polemoniaceen findet sich nach Billings Befunden zuerst nur ein zahlreiche Kerne enthaltender Wandbelag. Was die Ausbildung der Makrospore selbst betrifft, so entwickelt sich die Basis des Embryosacks bei *Leptosiphon androsace* zu einem außerordentlich langen, schlauchförmigen Haustorium, das den beiden anderen bisher untersuchten Gattungen, respektive den von ihnen untersuchten Spezies *Polemonium flavum* und *Phlox Drummondi* fehlt.

Über die Hydrophyllaceen liegen bisher auch nur wenige, zum Teil von Billings herrührende Angaben vor, aus welchen man jedoch kein klares Bild der Endospermbildung gewinnen kann, da er nur sagt, daß sich dasselbe gleich nach der Befruchtung entwickelt und den Embryosack mit Gewebe erfüllt. Es läßt sich aus dieser Bemerkung wohl nicht ersehen, ob es hier direkt zu einer Gewebebildung durch Zellteilung kommt oder ob zuerst nucleares Endosperm entsteht. Dagegen kann man aus dieser Arbeit entnehmen, daß bei den Hydrophyllaceen wohl kein eigentliches Haustorium gebildet wird,

daß der Embryosack jedoch zweifellos durch sein äußerstes basales Ende mit Hilfe der langgestreckten Leitungszellen eine größere Nahrungsmenge beziehen kann, als durch die übrigen Teile seiner Oberfläche.

Für die Borragineen wurde, was aber vielleicht doch der Nachprüfung bedarf, von Hofmeister die Ausbildung von nuclearem Endosperm, von Tulasne das Fehlen aller haustoriellen Anhänge festgestellt.

In Jodin's Untersuchung der Nolanaceen konnte leider keine Einsicht genommen werden.

Bei den Solanaceen hat Guignard die Ausbildung zellularen Endosperms nachgewiesen, dessen durch die erste Teilung der Endospermzelle gebildeten beiden Kammern in gleicher Weise durch Ausbildung von Querwänden an der weiteren Entwicklung teilnehmen, so daß nach Coulter und Chamberlains Terminologie ein vielkammeriger Embryosack resultiert. Haustorien sind bisher nicht nachgewiesen worden.

Die Scrophulariaceen verhalten sich, was die Entwicklung von Haustorien und Endosperm betrifft, keineswegs einheitlich, so daß Schmid vier verschiedene Arten der Endospermbildung aufstellen kann. Bei den Gattungen *Verbascum, Scrophularia* und *Digitalis* besitzen die ersten Endospermzellen ein gleichartiges Aussehen und füllen in vier Längsreihen den ganzen Embryosack aus. Früh werden aber die obersten und untersten vier Zellen des jungen Nährgewebes von den weiteren Teilungen ausgeschaltet, so daß also nur der zwischen ihnen liegende, allerdings größere Teil des Embryosacks sich in der Folge zum Nährgewebe entwickelt. *Linaria* und *Antirrhinum* gehen bereits einen Schritt weiter, indem hier durch die erste Querwandbildung zum Vorhinein ein etwa die Hälfte der Makrospore einnehmender unterer Teil abgeschnürt wird und nur der obere das Endosperm erzeugt.

Es ist also offenbar eine Reduktion eingetreten, die noch deutlicher bei einer dritten Gruppe zutage tritt, welche die Gattungen *Alectorolophus* und *Lathrea* (teilweise) umfaßt, bei diesen bleibt nicht nur der untere Teil des Embryosacks zellenleer, sondern es werden auch in der Mikropylgegend

von Anfang an nur noch zwei Zellen ausgebildet, die sich in der Folge nicht mehr teilen. Die weitgehendste Reduktion treffen wir jedoch bei *Veronica, Euphrasia, Pedicularis, Tozzia* und *Melampyrum*. Hier wird durch zwei erste Querteilungen eine kleine Zelle aus dem mittleren Teil des Embryosackes herausgeschnitten, aus der allein das Nährgewebe hervorgeht, die also mit Hofmeister als Endospermmutterzelle aufgefaßt werden kann. Diese Zelle liefert regelmäßig durch Quer- und Längsteilungen vier Längsreihen symmetrisch angeordneter Zellen, deren Teilungen erst von einem gewissen Stadium an nicht mehr gesetzmäßig erfolgen.« Diese Vertreter verschiedener Endospermtypen weisen nach Schmid auch entsprechende Abweichungen in der Ausbildung von Haustorien auf, die jedoch in allen Fällen, ihrer Entstehung nach, Endospermellenz darstellen. Während bei der ersten Gruppe noch Mikropylar- und Chalazahaustorium aus vier einkernigen Zellen gebildet werden, ist bei *Linaria* und *Antirrhinum* nur mehr das Mikropylarhaustorium in seiner ursprünglichen Ausbildung erhalten, das Chalazahaustorium zu einer zweikernigen Zelle reduziert. Die gleiche Reduktion desselben findet sich auch bei den zwei anderen Gruppen, die aber in der Ausbildung des Mikropylarhaustoriums insofern zwei verschiedene Entwicklungsstufen darstellen, als dasselbe bei *Lathrea* und *Alectorolophus* von zwei zweikernigen, bei der letzten Gruppe von einer einzigen vierkernigen Zelle aufgebaut wird.

Über das Verhalten der Lentibulariaceen läßt sich kein ganz klares Bild geben. Bei den *Utricularia*-Arten hat Merz zweifellos eine sich haustoriell verlängernde Makrospore und nucleares Endosperm nachgewiesen und diese Bildung für *Utricularia inflata* folgendermaßen beschrieben: »Nach der Befruchtung teilt sich der sekundäre Embryosackkern, diese beiden Kerne bilden die Grundlage zur Bildung des Endosperms. Diese beiden Endospermkerne teilen sich nun mehrmals sehr rasch. Es wandern je zwei in die beiden haustorialen Embryosackteile. Man kann hier von einer Differenzierung der Kerne sprechen, denn alle übrigen Endospermkerne umgeben sich mit Protoplasma und einer Zellmembran, d. h. die mittlere Embryosackzone erleidet eine Endosperm-

zellteilung, während die beiden haustoriellen Enden einer solchen nicht unterworfen sind.

Merz schließt sich hier, wie aus dem Zusammenhang zu ersehen ist, der Straßburger'schen Unterscheidung von Zellbildung und Zellteilung nicht an, da man diesen Vorgang hier sonst als Endospermzellbildung bezeichnen müßte, weil wir es hier mit nuclearem Endosperm und nachträglicher Wandbildung zu tun haben. Da er den gleichen Ausdruck für *Pinguicula vulgaris* ohne genaue Schilderung des Vorganges anwendet, so dürfte hier wohl auch die gleiche Art der Endospermbildung vorliegen und diese Gattung sich nur durch das völlige Fehlen von Haustorien unterscheiden.

Die Gattung *Polypompholyx* scheint mit *Utricularia* im wesentlichen übereinzustimmen. Hier wächst, während die mittlere Zone durch freie Zellbildung mit Endosperm füllt, das terminale wie auch das basale Ende nach Lang's Beschreibung zu einem Haustorium aus: Anfänglich schwillt das terminale Ende des Embryosackes bauchig an, indem später eine Längswand in dieser Anschwellung auftritt, werden zwei große Haustorialzellen gebildet, die keine weitere Teilung mehr erfahren, aber dendritisch aussprossen, wie es bei anderen Utriculariceen nicht der Fall zu sein scheint. Der sekundäre Embryosackkern teilt sich in der Mitte des Embryosackes; der eine so entstehende Kern wandert gegen die *Chalaza* und bildet dort durch Teilung die beiden Haustorialkerne, während der in der Mitte des Sackes verbleibende Kern sich nochmals teilt; die eine dieser Kernhälften wandert nach dem basalen Haustorium und bildet hier die Grundlage zu den beiden anderen Haustorialkernen.« Wir haben es nach dieser Schilderung auch hier mit einer haustoriell auswachsenden Makrospore und nuclearer Endospermbildung zu tun. Der Unterschied zu den *Utricularia*-Arten liegt in der Vergrößerung der Haustorien, deren terminales Wandbildung zeigt. Bei *Byblis* gibt Lang an, daß die mittlere Zone des Embryosackes an der Haustorienbildung nicht teilnimmt, tonnenförmig anschwillt und sich durch freie Zellteilung mit Endospermgewebe füllt. Da eine nähere Beschreibung der Endospermentwicklung nicht vorliegt, so ist es nicht möglich, zu ersehen, ob es sich

hier wirklich um Zellteilung handelt oder ob Lang ebenso wie Merz keinen Unterschied in der Terminologie macht. In diesem Fall würde *Byblis* sich unter den Utriculariaceen nur in der Höchstentwicklung der Haustorien unterscheiden, die hier ebenso wie bei den anderen durch mehrere Lagen plattenförmiger, verkorkter Zellen vom eigentlichen Endospermkörper abgeschnürt werden, selbst aber aus zahlreichen zartwandigen Zellen aufgebaut werden.

Von den *Orobanchaceae* konnten bei *Philipaea coerulea* und *Orobanche*-Arten diesbezüglich Befunde festgestellt werden. Bei diesen Gattungen wird der Embryosack durch die erste Querwand in zwei Kammern geteilt, von welchen nur die obere das Endosperm bildet, die untere wohl nicht direkt als Haustorium bezeichnet werden kann, doch immerhin bei diesen Formen, und zwar bei *Orobanche* in geringerem, bei *Philipaea* in höherem Grade mehr, eine aktive Rolle zu spielen scheint. In der Ausbildung des Endosperms zeigt sich zwischen diesen beiden Gattungen auch insofern ein Unterschied, als nach Bernard bei *Philipaea* eine Differenzierung auftritt, die *Orobanche* fehlt. Dieser Forscher hat nämlich bei *Philipaea* »eine besondere Bildung gefunden, welche die Tendenz des Endosperms zum Parasitismus zum Ausdruck bringt«. Die obere Endospermkammer teilt sich hier zuerst durch eine Quer-, dann durch eine Längswand; die beiden oberen Zellen vermehren sich nicht weiter, wachsen aber nach beiden Seiten aus und ragen ein wenig ins Integument vor; Bernard faßt sie als Andeutung einer haustorialen Bildung auf, worin er sich durch die großen, stark gefärbten Kerne beider Zellen bestärkt sieht.

Cook hat die ersten Teilungsstadien des Endosperms bei den *Gesneriaceae,* und zwar bei der Gattung *Rhytidophyllum* beschrieben. Hier rücken die beiden ersten Tochterkerne weit auseinander und sind durch eine Zellwand getrennt; beide Kerne erleiden nun häufige Teilungen und bilden ein zellulares Endosperm. Haustorien hat er für diese Gattung nicht festgestellt. Balicka hat sich mit einer anderen Gattung, mit *Klugia*, beschäftigt, jedoch die ersten Teilungsstadien des Endosperms nicht angegeben. Bei dieser Form soll sich der Embryosack nach der Befruchtung außerordentlich lang strecken

und eine Art mit einem Kerne versehener Ampulle bilden, die wohl als Haustorium zu betrachten sei. Diese haustoriale Bildung, die bald verschwindet, dürfte nach Abbildung 39 wohl eine später zweikernige Endospermzelle darstellen und vielleicht der unteren Kammer von *Rhytidophyllum* entsprechen. Allein darüber läßt sich ohne Nachuntersuchung nichts Bestimmtes aussagen. In der Mikropylenregion entwickelt sich nach Balicka jedenfalls ein kleines vierteiliges spindelförmiges, unverzweigtes, plasmareiches Haustorium. So dürften die Gesneriaceen in dieser Hinsicht wohl mit bestimmten *Scrophulariaceae* übereinstimmen, worauf Balicka auch selbst hingewiesen hat.

Die Bignoniaceen scheinen bisher nur von Hofmeister diesbezüglich untersucht worden zu sein, der die besondere Länge des an beiden Enden verbreiterten Embryosacks hervorhebt. Das erste Teilungsstadium des Endospermkerns ist nicht beschrieben. Es ist daher nicht erkennbar, ob die beiden Kammern des Embryosacks durch eine Querwand voneinander getrennt sind. Jedenfalls verhalten sie sich ganz verschiedenartig, indem in der oberen Anschwellung einige freie »Zellkerne und Zellen« auftreten, die später ohne Bildung eines geschlossenen Gewebes wieder verschwinden, während die untere Anschwellung von einer einzigen großen Zelle eingenommen wird, welche sich durch wiederholte Quer- und später auch Längsteilungen zu einem vorerst aus vier Längsreihen bestehenden Zellkörper entwickelt.

Nach dieser Schilderung haben wir es hier im oberen Teil mit nuclearem, im unteren mit zellularem Endosperm zu tun. Ein Haustorium scheint nicht vorzukommen, wenn man nicht das lange Mittelstück des Embryosacks als solches auffassen kann.

In die Nähe der *Bignoniaceae* wurden die *Pedaliaceae* gestellt. Dieselben wurden von Balicka in mehreren Gattungen und von Oliver in der Gattung *Trapella* untersucht. Die ersten Stadien der Endospermbildung sind jedoch nicht beschrieben worden. Bei *Martynia biloba* zeigt sich schon in einem frühen Zeitpunkt eine Differenzierung des Endosperms in einen oberen eiförmigen Teil und zwei in die *Chalaza* gerichtete,

parallele Endospermreihen, von welchen die untersten, sehr langgestreckten Zellen ein schwaches Haustorium darstellen. Ein solches Haustorium findet sich auch an der Mikropyle, wird hier jedoch von vier Endospermzellen aufgebaut. Ein Vergleich dieser Abbildungen mit den von Oliver für *Trapella* gegebenen, läßt es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß wir es hier mit den gleichen Verhältnissen zu tun haben und daß von Oliver eine falsche Deutung vorliegt. Das Mikropylarhaustorium soll nach diesem Autor den beiden Synergiden, das Chalazahaustorium der durch eine Längswand geteilten unteren Makrospore entsprechen, Verhältnisse, die zum Teil so ungewöhnlich, zum Teil so einzigartig wären, daß diese Erklärung nicht ohneweiters anerkannt werden darf. Man könnte vermuten, daß das obere als zweizellig beschriebene Haustorium dem aus vier Endospermzellen gebildeten Mikropylarhaustorium von *Martynia* entspricht, wobei es noch möglich bleibt, daß in einem weiteren Schnitt zwei nicht vermutete Kerne zum Vorschein kommen würden, so daß man es also auch bei *Trapella* mit einem vierzelligen Mikropylarhaustorium zu tun hätte. Die beiden unteren Zellen des Chalazahaustoriums dürften wohl den beiden bei *Martynia* auftretenden Zellreihen respektive den untersten Zellen derselben entsprechen. Jedenfalls bedarf diese Untersuchung, schon von der Bildung des Archespors an, gründlicher Nachprüfung. Die Endospermbildung dürfte aber, wie aus der Abbildung zu entnehmen ist, wohl zellular sein.

Die *Acanthaceae,* deren erste Endospermteilungsstadien bisher nicht beschrieben wurden, weisen in ihrer von Hofmeister gegebenen Abbildung große Ähnlichkeit mit den Bignoniaceen auf. Auch hier zeigt der Embryosack die auffällige Längsstreckung und entwickelt nur in einer unteren antipodialen Kammer das Endosperm.

Für die *Verbenaceae* konnten bezüglich der Endospermbildung Angaben nicht festgestellt werden, dagegen haben Treub und Smith eine schwächere Entwicklung des chalazalen und eine ganz ungeheuere Ausbildung des mikropylaren Endospermhaustoriums nachgewiesen.

Bei den *Labiatae* hat bereits Tulasne die Ausbildung mächtiger Haustorien beschrieben, ohne weiter auf ihren

morphologischen Wert und auf die Endospermentwicklung einzugehen. Die Spezialuntersuchung, die Sharp bei der Gattung *Physostegia* vorgenommen hat, wäre wohl geeignet, Licht in diese Sache zu bringen, dürfte jedoch in einem Punkt eine falsche Deutung einschließen. Der Embryosack von *Physostegia* entwickelt hier noch vor dem jungen achtkernigen Stadium von der Antipodenregion aus einen lateralen Zweig, der schnell in das Integumentgewebe eindringt und, da er später fast das ganze Endosperm führen soll, den Endospermlobus vorstellt. In jungen Stadien schreibt Sharp ihm haustorielle Funktion zu. Für die Zeit der ersten Endospermteilungen gibt der Autor folgende Schilderung der Vorgänge im chalazalen Embryosackteil: »At about this time the antipodal cell which lies nearest the sac cavity takes on an appearance quite different from the others. It becomes binucleate, the cytoplasm changes in character, staining more deeply and rapid enlargement causes its wall to become strongly convex. This enlargement continues until the cell bulges out conspicously into the embryosac cavity and its wall thus partitions off the small pocket in which it lies with the other antipodals. In stages somewhat later it bears much resemblance to the first few cells of the endosperm, but the possibility that it also is of endospermous origin is precluded by the fact, that it has been observed side by side with an undoubted endosperm nucleus resulting from the triple fusion.« »The function of the cell in question is in all probability haustorial, recalling the behaviour of the basal antipodal in several genera of the Galieae.« An einer anderen Stelle sagt er weiter: »The formation of the endosperm is of considerable interest. It is initiated by the division of the endosperm nucleus, which occurs in the narrow region of the sac, near the haustorial cell.« . . . The division is accompanied by a longitudinal wall running through the middle of the sac. . . . Extension continues until it comes into contact with the sac wall at or near the end of the endosperm lobe, while in the micropylar lobe it was not observed to do so, an probably ends free.« »The cessation of endosperm formation at an indefinite point results in nuclei being left free in

the cytoplasm of the micropylar portion of the sac. These nuclei, usually two in number, enlarge and may occasionaly divide, the walls which appears on the spindle fibers being evanescent.«

Aus dieser Darstellung Sharps ist direkt zu ersehen, daß sich bei *Physostegia* zuerst zellulares, in späteren Stadien auch ein wenig nucleares Endosperm ausbildet, daß dieses letztere jedoch, wie die späte Zeit seines Auftretens und seine kurze Dauer anzeigt, abgeleitet ist. Der zuerst haustoriell wirkende Endospermlobus entspricht einer Vergrößerung der Makrospore selbst. Dagegen dürfte die haustoriale Zelle wohl keineswegs als Antipode zu betrachten sein. Der Grund, aus welchem Sharp sich zu dieser Auslegung veranlaßt sah, war der, daß dieser Kern Seite an Seite mit einem zweifellos aus der dreifachen Verschmelzung hervorgegangenen Endospermkern gelegen ist. Doch dürfte dies aber wohl keinen Einwand dagegen bilden, daß diese beiden Kerne als die ersten Teilungsprodukte des Embryosackkerns anzusehen sind. Auf diese Weise würde die zwischen ihnen auftretende Wand den Embryosack, wie es bei so vielen anderen Tubifloren der Fall ist, auch hier in zwei Kammern zerlegen. Während der von Sharp gemachte Einwand nicht als notwendiges Argument gegen diese Analogie betrachtet werden kann, erscheint die gleichzeitig geäußerte Auffassung dieses Kerns als vierten Antipodialkern bei einem Vergleich der Verwandtschaftskreise sehr unwahrscheinlich. Das plötzliche isolierte Auftreten einer solchen Entwicklungstendenz bei den Labiaten würde eine ganz merkwürdige, der Erklärung bedürftige Erscheinung bilden. Ebenso auffallend und eigenartig wäre aber die Abtrennung dieser vier ungleichartigen Antipoden durch eine einzige querliegende Trennungswand. Alle diese Gründe und die Analogie verwandter Formen sprechen dafür, daß wir es bei *Physostegia* mit einem zweikammerigen Embryosack zu tun haben, dessen chalazale Endospermzelle zu einem schwachen Haustorium wird, während die obere Teilzelle allein, zuerst zellular, später durch Reduktion der Zellwandbildung nuclear, das Endosperm ausbildet, dessen größter Teil in einer

seitlichen, anfangs haustoriell wirkenden Aussackung der Makrospore zur Entwicklung kommt. Die gleichen Verhältnisse wie hier, dürften sich auch bei den von Tulasne untersuchten Labiaten nur mit dem Unterschied finden, daß das Endosperm meist nicht in einer seitlichen Kammer, sondern in einem Mittelteil des Embryosacks zu liegen kommt, während das endospermale Chalazahaustorium und die haustoriellen Aussackungen der Makrospore bei den verschiedenen Formen dimensionelle Variationen zeigen. In der Ausbildung eines großen zellenfreien Hohlraumes zwischen der Mikropyle und dem Endosperm stimmen die Labiaten mit den Bignoniaceen und Acanthaceen überein. Da aber zwischen diesem Hohlraum und der Endospermmasse, so weit die bisherigen Untersuchungen reichen, keine Zellwand liegen dürfte, ist es hier wohl nicht am Platz, im oberen Teil direkt von einer Kammerung zu sprechen.

Die *Globulariaceae* haben, was die Endosperm- und Haustorienentwicklung betrifft, vor allem von Billings eine klare Darstellung erfahren. Aus dieser ist zu ersehen, daß zwischen den beiden ersten Endospermzellen eine Querwand zur Ausbildung gelangt, die den Sack in zwei Kammern teilt, daß der in der unteren Kammer liegende Kern nur wenige Teilungen erfährt, der obere das ganze nucleare Endosperm liefert. Von den ersten so entstehenden Kernen wandern vier nach aufwärts und bewegen sich in dem hier entwickelten Fortsatz der Makrospore in den Mikropylkanal. Sie bleiben hier, nachdem sie an Größe etwas zugenommen haben, in der Zentralmasse liegen, während fadenförmige Auswüchse des Fortsatzes sogar bis in die Fruchtknotenwand eindringen. Einstweilen sind auch die anderen Endospermkerne dieser Kammer nach aufwärts gewandert und haben das nucleare Endosperm gebildet, während die Endospermkerne der unteren Kammer bis an die Basis, die ebenfalls eine starke haustorielle Verzweigung aufweist, vorgedrungen sind.

Die gleichfalls von Billings untersuchten Myoporaceen zeigen, zum Unterschied zu den Globulariaceen, keine den Sack in zwei Kammern teilende Querwand, sondern entwickeln in der stark gestreckten Makrospore ausschließlich

nucleares Endosperm. Die beiden Enden des Embryosackes zeigen hier eine haustorielle Anschwellung.

Schwieriger verständlich sind in dieser Hinsicht aus den Darstellungen und Abbildungen von Balicka-Iwanowska die Verhältnisse der *Plantaginaceae*. Über die ersten Teilungsstadien liegen keine Befunde vor, es wird nur ausgesagt, daß sich das Endosperm im oberen Teile der Makrospore bildet. »La base du sac forme un prolongement en coecum, qui se ramifie quelquefois.« Aus den Abbildungen 46, 52 und 54 möchte man schließen, daß unter dieser »base du sac« eine untere durch die erste Teilung entstandene Endospermzelle zu verstehen sei, deren Kerne eine nochmalige Teilung eingegangen sind. Was die Entwicklung des Mikropylarhaustoriums betrifft, so gibt Balicka auch nicht genügend Gewißheit, daß es sich hier um auswachsende Endospermzellen handelt, wenn sie sagt: »à côtée des synergides l'endosperme pousse deux expansions«. Die Abbildung 47 und 51 würde wohl eher darauf hinweisen, daß wir es hier mit Aussackungen der Makrospore und eingewanderten Endospermkerne zu tun haben, während andere, wie z. B. die genannten, eigentlich nur durch die Voraussetzung zellularen Endosperms zu verstehen sind. Wenn ferner Balicka von einer »division cellulaire endospermique« spricht, so dürfte darunter wohl nicht Zellbildung, sondern Zellteilung zu verstehen sein. In diesem Falle würde diese Familie,wie Balicka auf Grund der »configuration interieure de l'ovule« im allgemeinen behauptet, auch in diesem speziellen Teil eine auffallende Übereinstimmung mit den *Scrophulariaceae* zeigen.

Diese im Verhältnis zur Behandlung der anderen Reihen unproportionell erscheinende Ausführlichkeit in der Schilderung der *Tubiflorae* dürfte wohl in Anbetracht der schwierigen Auslegung lückenhafter Darstellungen und in Berücksichtigung des Vorkommens vermutlich falscher Deutungen eine Berechtigung finden. Bei anderen Gruppen, wie z. B. bei den Monocotyledonen erscheint eine solche Ausführlichkeit in der Darstellung abweichender Auslegungen nicht so notwendig, da hier bereits von Cook ähnliche Vermutungen ausgesprochen wurden und die Verhältnisse leichter zu überblicken sind, wie

bei der hier geschilderten Reihe. Diese Ausführlichkeit der Einzeldarstellung dürfte aber wohl, infolge der durch sie ermöglichten leichteren Kontrolle, eine größere Freiheit in der Anwendung der Vermutungen gestatten.

Die phylogenetische Verwertung eines Einzelmerkmals, wie die Art der Endospermentwicklung und der damit in Abhängigkeit stehenden Haustorien allein, kann, wie stets so auch hier, nur zur Ergänzung und Korrektur vermuteter Beziehungen dienen.

Auf Grund morphologischer Verhältnisse wurden die *Solanaceae*, da sie zellulares Endosperm und eine gekammerte Makrospore, dagegen nie haustoriale Bildungen aufweisen, als ursprüngliche Tubifloren erklärt und die *Scrophulariaceae* ihnen angeschlossen, diese selbst wieder mit den ursprünglichen Typen der *Rosales* in Zusammenhang gebracht. Was diese behauptete nahe Beziehung zu den *Scrophulariaceae* betrifft, so würden sie sich auf Grund des hier behandelten Merkmalkomplexes vollständig bestätigen und sogar vermuten lassen, daß die *Solanaceae* die nächsten Verwandten der ursprünglichen Formen in der von Schmid auf Grund dieser Merkmale aufgestellten Reihe darstellen. In dieser Reihe erscheinen die Verhältnisse von *Verbascum*, *Scrophularia* und *Digitalis* als ursprünglich, da diese Gattungen das Endosperm in Form von vier Längsreihen gleichartiger Zellen ausbilden und noch schwache Haustorien entwickeln, die nur durch wenig modifizierte äußerste Endospermzellen gebildet werden. Sie ließen sich wohl in dieser Hinsicht den *Solanaceae* leicht anschließen. Bei den anderen verglichenen Scrophulariaceen tritt einerseits eine immer weiter fortschreitende Reduktion des allein das eigentliche Endosperm bildenden Embryosackteils und andrerseits eine verstärkte Ausbildung der Haustorien auf. So wird bei *Antirrhinum* und *Linaria* durch die erste Querwand im basalen Teil des Embryosacks ein später zweikerniges Haustorium abgeschnürt. Dagegen entwickelt sich noch der ganze obere Teil zu einem Endosperm, dessen vier obere Zellen sich in gleicher Weise wie bei der vorhergehenden Stufe zu einem Haustorium umgestalten. Ein ferneres Entwicklungsstadium stellen *Alectorolophus* und *Lathrea* dar, wo die

Reduktion des endospermbildenden Teiles der Makrospore noch weiter vorgeschritten ist. Hier wird nicht nur nach unten die zweikernige Zelle, sondern es werden auch gegen die Mikropyle zu nur zwei mächtige, später zweikernige Zellen abgeschnürt und es gelangt das eigentliche Endosperm nur im Zwischenraum zur Ausbildung. Diese Stufe ist auch gegenüber der vorhergehenden durch die außerordentliche Mächtigkeit der Haustorialentwicklung ausgezeichnet, in der sie mit der letzten Gruppe, die von *Veronica, Euphrasia, Pedicularis, Melampyrum* und *Tozzia* gebildet wird, übereinstimmen. Diese Gattungen sind von der vorhergehenden Stufe dadurch verschieden, daß das Mikropylarhaustorium hier, im Sinne der deutlich erkennbaren Entwicklungstendenz, aus einer großen vierkernigen Zelle aufgebaut wird. Schmid stützt seine Hypothese durch einige der ontogenetischen Entwicklung entnommene Tatsachen.

Wir können im Sinne dieser Reihe innerhalb der Scrophulariaceen einerseits eine Reduktion der eigentlichen endospermbildenden Teile, andrerseits eine Weiterentwicklung der ursprünglich noch schwachen Haustorien feststellen. Es dürfte daher der Anschluß an die *Solanaceae* ganz ungezwungen erscheinen, da diese Familie haustorielle Bildungen entbehrt, sonst aber in der Kammerung der Makrospore übereinstimmt. Die folgenden Familien, welche von den *Scrophulariaceae* abzuleiten sind, zeigen eine mächtige Weiterentwicklung der Haustorien. Was jedoch die Anknüpfung der *Tubiflorae* an ursprünglichere Formen betrifft, so dürften die hier behandelten Verhältnisse wohl die Notwendigkeit einer kleinen Verschiebung des Anknüpfungspunktes vermuten lassen. Innerhalb der *Rosales* zeigen die Crassulaceen und Saxifragaceen Formen mit mächtigen haustorialen Bildungen, die an die Scrophulariaceen erinnern. Wenn diese Familie sich jedoch phylogenetisch den Solanaceen, welche den Übergang zwischen den beiden Reihen bilden sollen, anschließt und die Solanaceen der Haustorien entbehren, so dürften haustorienlose Formen auch die Vorfahren der Tubifloren darstellen. Daß dieselben nicht unter den *Rosales* zu suchen sein dürften, erscheint aus dem Grunde wahrscheinlich, daß diese ganze

Reihe entweder im ganzen Embryosack oder bei einer Zweikammerung im oberen Teil nucleares Endosperm und zwar meist in Form eines Wandbelages zur Ausbildung bringt und nie wie bei den Solanaceen eine Vielkammerigkeit aufweist. Einer Anknüpfung an die *Cabomboideae* und *Nymphaeoideae* stehen die hier zur Ausbildung gelangenden mächtigen Haustorien und das Fehlen eines mehrkammerigen Embryosacks, einer Ableitung von den Nelumbonoideen in gleicher Weise das Ausbleiben einer fortgesetzten Kammerung in den beiden ursprünglichen Makrosporenhälften entgegen. Was diese Verhältnisse betrifft, stimmen die Solanaceen innerhalb der bisher untersuchten *Polycarpicae* mit den Sarraceniaceen und Anonaceen am vollkommensten überein, die ebenfalls zellulares Endosperm in Form eines vielkammrigen Embryosacks zur Ausbildung bringen und keine Haustorien entwickeln. Zu untersuchen, in wie weit eine Ableitung der Tubifloren von einer dieser beiden oder einer andern entsprechenden, bisher nicht untersuchten Familie der *Polycarpicae* überhaupt möglich wäre, geht über den Rahmen dieser Arbeit hinaus.

Ebenso schwierig wie die Frage nach dem Anschluß der Tubiflorae an vorhergehende Formen erscheint die Anknüpfung der anderen Familien an die Scrophulariaceen, doch ist dies vor allem den bisher noch ungenügenden Untersuchungen zuzuschreiben, die einen konsequenten Vergleich nicht zulassen. Alles was bis jetzt darüber zu sagen ist, muß daher als vorläufige, auch vom Standpunkt der hier gewählten Eigenschaften der Nachprüfung und Ergänzung bedürftige Vermutung ausgesprochen werden. Ganz ungezwungen dürfte sich auf Grund der hier gewählten Merkmale, im Sinne der anderweitig gemachten Vermutungen, eine unmittelbare Anknüpfung der *Orobanchaceen* an die Scrophulariaceen ergeben, da auch hier die, durch Zellteilung entstandene, untere Kammer zu einer mehr oder weniger haustoriell wirkenden Zelle auswächst, während die obere allein das Endosperm liefert, dessen zwei oberste Zellen bei *Philipaea* auch als Haustorium zu wirken scheinen. Auch die *Gesneriaceen* schließen sich den Scrophulariaceen an. Hier werden durch eine bisher nur bei *Rhytidophyllum* beobachtete Querwand

zwei Kammern gebildet, deren untere bei einigen Formen zu einem Haustorium auswachsen, deren obere allein das Endosperm bilden dürfte, dessen vier oberste Zellen wieder zu einem Mikropylarhaustorium auswachsen. Die Stellung der *Pedaliaceen* ist einerseits durch ungenügende Angaben über die ersten Teilungsstadien, anderseits durch die fehlende Bestätigung der bei *Trapella* vorgenommenen Umdeutungen schwer zu bestimmen. Sollten die ausgesprochenen Vermutungen sich bestätigen, so würde gerade diese Gattung eine auffallende Ähnlichkeit mit manchen Scrophulariaceen, wie z. B. *Alectorolophus* zeigen, ohne mit einer bisher beschriebenen Form vollkommen übereinzustimmen. Andrerseits dürften sich die Verhältnisse bei *Martynia* durch diese Umdeutung auch leichter erklären lassen. Mit den Scrophulariaceen scheinen die Plantagineen, wenn die von Balicka gegebenen Abbildungen als zweikammerige Makrospore zu deuten sind, auch in hohem Grade übereinzustimmen. Hier entwickelt sich die untere Kammer zu einem Haustorium und es werden, wenn es sich im oberen Teile tatsächlich um zellulares Endosperm handelt, zwei oberste Endospermzellen zu einem Haustorium. Schwer verständlich erscheint die Verwandtschaftsbeziehung der *Labiaten*. Wenn die hier gegebene Umdeutung des Sharp'schen Resultates sich bestätigen sollte und wenn es sich hier tatsächlich um einen ursprünglich zweikammerigen Embryosack handelt, dessen untere Kammer zu einem mehr oder minder entwickelten Haustorium wird, so dürfte wohl eine Ähnlichkeit mit denjenigen Scrophulariaceen auffallen, die ihr Endosperm nur aus einem Teil der oberen Kammer entwickeln. Der zwischen Mikropyle und Endosperm liegende, zellenfreie, wenige nur spät entstehende, stark anwachsende Kerne enthaltende Teil, der wohl nicht direkt als eine dritte Kammer zu bezeichnen ist, gewiß aber haustorielle Funktionen hat, würde dem Mikropylarhaustorium der Scrophulariaceen entsprechen. Große Ähnlichkeit mit den Labiaten zeigen die *Bignoniaceen* und *Acanthaceen* insofern, als sich auch bei ihnen zwischen das mikropylare Ende und den endospermbildenden Teil der Makrospore ein außerordentlich langes zellenfreies Stück einschiebt. Dieses weist bei Bignonia-

ceen nur in seinem obersten Teil eine vorübergehende Ausbildung weniger Kerne auf, während das eigentliche Endosperm hier ebenso wie bei den Labiaten zellular entsteht. Während sie in dieser Hinsicht große Übereinstimmung mit dieser Familie zu zeigen scheinen, unterscheiden sie sich von ihnen durch das völlige Fehlen einer chalazalen Kammer, respektive eines Chalazahaustoriums. Da dasselbe jedoch bei den Labiaten die verschiedenartigsten Ausbildungsgrade aufweist, in manchen Fällen außerordentlich schwach erscheint, so würde diese Abweichung in Anbetracht dieser großen Variationsweite innerhalb einer Familie nicht als Einwand gegen das Bestehen einer Verwandtschaftsbeziehung erscheinen. Die *Verbenaceen* sind bisher noch sehr wenig untersucht, die ersten Stadien fehlen vollkommen. Für das hier zu so gewaltiger Entwicklung gelangende Mikropylarhaustorium würde sich, wenn dasselbe tatsächlich eine einzige Endospermzelle darstellen sollte, bei den nahverwandten Labiaten keine Analogie finden. Die *Utriculariaceen* erscheinen durch die Ausbildung eines nuclearen Endosperms und der haustoriell vergrößerten Makrospore abgeleitet, doch kann über ihre Verwandtschaftsbeziehung keinerlei Vermutung ausgesprochen werden. Sie stellen, soweit bisher untersucht, insofern von *Pinguicula* zu *Byblis* in irgendeinem Sinne eine Reihe dar, als die bei *Pinguicula* vollkommen fehlenden, bei *Utricularia*-Arten mehr oder minder entwickelten aber stets mäßig ausgebildeten, nur freie Kerne enthaltenden Haustorien, von *Polypompholyx* zu *Byblis* eine Verstärkung erfahren, die sich einerseits in einer Vergrößerung, andrerseits in der in einem oder in beiden Haustorien eintretenden Wandbildung ausspricht. Ebenso wie über die Stellung der Utriculariaceen kann auch über die Verwandtschaftsbeziehung der *Myoporaceen* nichts ausgesagt werden, die in gleicher Weise nucleares Endosperm in einer langgestreckten an beiden Enden haustoriell wirkenden Makrospore zur Ausbildung bringen. Während all diese Familien mit den Scrophulariaceen, respektive den Solanaceen in Beziehung gebracht wurden, ist auf Grund anderer Merkmale auf die vermutliche Zusammengehörigkeit der *Polemoniaceen*, *Hydrophyllaceen* und *Borraginaceen* hingewiesen worden.

Bedauerlicherweise ist auch bei diesen auf Grund der hier behandelten Merkmale ein konsequenter Vergleich nicht möglich, man kann nur darauf hindeuten, daß bei den Borraginaceen ebenso wie bei den Polemoniaceen nucleares Endosperm auftritt, während für die Hydrophyllaceen die ersten Endospermbildungsstadien fehlen, daß diese Familie aber wieder durch das haustoriell wirkende chalazale Makrosporenende mit den Polemoniaceen übereinstimmt.

Wenn die hier zusammengestellten, durch einen Vergleich der Endosperm, respektive Haustorienentwicklung gewonnenen Schlußfolgerungen so außerordentlich dürftig und problematisch erscheinen, so ist dies wohl nicht als ein Einwand gegen die phylogenetische Bedeutung dieses Merkmals, sondern nur als eine natürliche Folge des bisher ungenügenden Materials aufzufassen, auf dessen Lückenhaftigkeit wohl genügend hingewiesen wurde. Gegenüber der großen Konstanz dieser Merkmale in anderen Formenkreisen, erscheint ihre große Variabilität in dieser Reihe, ebenso wie bei den verwandten *Polycarpieae*, selbst schon charakteristisch. Eine spezielle Durcharbeitung dieser Formen in bezug auf die hier gewählten und anderen embryologischen Merkmalen wird aber gewiß zu einem besseren Einblick in die Verwandtschaftsbeziehungen verhelfen.

Die *Contortae* sind bezüglich der hier behandelten Merkmale zum Unterschied zu den *Tubiflorae* noch wenig untersucht. Für die *Gentianaceae* haben Guérin und Billings die Ausbildung von scheinbar ursprünglich wandständigem nuclearem Endosperm nachgewiesen. Dagegen findet sich bezüglich der Gattung *Menyanthes* bei Billings nur die Angabe, daß das Endosperm von vornherein solid ist, woraus man wohl auf eine Entwicklung durch Zellteilung schließen könnte. Für die *Apocynaceae* gibt Billings, was dieses Merkmal betrifft, keine textliche Angabe, dagegen läßt die für *Adamsonia* gegebene Abbildung (Fig. 71) nucleare Endospermbildung vermuten. Für die *Asclepiadaceae* ist die Ausbildung von freier Zellbildung angegeben. Jedenfalls bedarf aber die ganze Reihe der *Contortae* in dieser Hinsicht gründlicher Nachuntersuchung.

Für die *Ligustrales* liegen, was die Endospermbildung betrifft, keinerlei Angaben vor.

Unter den *Rubiales* haben vor allem die *Rubiaceae* durch Lloyd eine gründliche Bearbeitung erfahren, deren Resultate in mehrfacher Hinsicht bedeutendes Interesse erregen. Das Endosperm tritt hier in den meisten Fällen, wie bei *Diodia*, *Richardsonia* und *Houstonia* als nuclearer Wandbelag auf, bei den *Galieae* ist es dagegen zwar auch nuclear, aber von Anfang an solid. Für die Antipoden wurde von Lloyd bei den *Rubiaceae* ein ganz eigenartiges Verhalten beobachtet, das er bei *Vaillantia hispida* folgendermaßen beschreibt; ». . . Of the three nuclei which remain, one enlarges considerably and migrates backwards towards the chalazal region. Its proper cytoplasm becomes cut off by a transverse wall from the upper part of the embryo-sac. The other two antipodal cells surround themselves by walls, and takes ultimately a lateral position. They are small and unequal in size and are usually more or less collapsed and apparently of little or no further value; and they overstain in the manner of desintegiating cells. Not so, with the odd, basal antipodal, for in these forms (i. e., *Vaillantia, Galium,* etc.) it appears to have a distinct and important physiological role.« »The probe-like end, which, I believe, serves as a haustorium, at this time and somewhat later is filled with cytoplasme which is finely reticulate, while the broad end which is adjacent to the upper part of the embryo-sac is occupied by a large vacuole. This large antipodal must, therefore, stand in an important relation between the food supply derived from the archesporium and the endosperm cell, and is probably active in the transportation of the food from the former to the latter.« Das gleiche Verhalten zeigen auch alle anderen *Galieae* mit der wahrscheinlichen Ausnahme einer *Asperula*-Art. Während die Gattung *Crucianella* dagegen nur drei normal ausgebildete Antipoden aufweist, erscheint die Gattung *Diodia* in dieser Hinsicht keineswegs einheitlich, sie besitzt in *Diodia teres* eine Form, die wohl nur drei Antipoden ausbildet, deren mittlere verlängert ist, in *Diodia Virginiana* dagegen eine Art, die kein verstärktes Wachstum, dagegen eine Vermehrung

der Antipoden von drei auf vier bis zehn zeigt. Dieselben sind nach Lloyd in Form einer langen Reihe angeordnet, die physiologisch mit der langen Antipode gleichwertig ist. Bei *Richardsonia* und *Houstonia* sind die Antipoden in jeder Hinsicht gleichwertig. Die *Rubiaceae* zeigen jedoch nicht nur in der Ausbildung dieser Zellen bemerkenswerte Verhältnisse, sondern auch in der Gestalt des Suspensors. Dieser ist bei den *Spermacoceae* und *Houstonia* einfach gebaut und wirkt nur schwach haustoriell, zeigt bei den *Galieae* jedoch, ebenso wie die Antipoden eine auffallende Entwicklung, indem seine Zellen auswachsen und das umliegende Endosperm interzellular durchdringen und so zu einem bedeutenden Haustorium werden. Die *Galieae* stellen daher innerhalb der *Rubiaceae* sowohl was die Entwicklung der Antipoden als auch die des Suspensor betrifft, eine ganz extreme Entwicklungsstufe dar. Unter den *Caprifoliaceae* ist *Sambucus* von Eichinger untersucht. »Die ersten Endospermkerne liegen meist in dem schmalen Embryosack hintereinander in einer [illegible]. Das Protoplasma ist um die Kerne gleichmäßig verteilt und bildet Kammern, die man leicht für Zellen halten könnte. Es sind jedoch Zellwände nicht vorhanden und es ist schwer zu sagen, wann sie auftreten. Die Zahl der Endospermkerne ist nicht so groß wie bei *Adoxa*. Die Zellwandbildung tritt viel früher auf. Die Endospermbildung von *Adoxa* wurde von Lagerberg genau untersucht. Sie weist zum Unterschied zu *Sambucus* nicht zuerst eine Querteilung des Endospermkerns auf, sondern ihre Kernspindel nimmt eine völlig transversale Lage ein und fällt in die Ebene der größten Breite des Embryos. »Der Kernteilung folgt eine vollkommene Längsteilung des Cytoplasmas und es entsteht somit ein zweizelliges Endosperm von zwei schlauchförmigen Riesenzellen gebildet. Es scheint mir ein sehr bemerkenswerter Umstand zu sein, daß, wenn wie hier die Endospermbildung mit Zellbildung verbunden ist, die Teilungsebene in die größte Dimension des Embryosackes fällt, und nicht, wie es ja meistens zu geschehen pflegt, mit seiner kürzesten Streckung (der Querachse) zusammenfällt. *Adoxa* in diesem Punkte übereinstimmend, scheint *Erigeron philadelphicus* zu sein.« Aus den ersten vier

Teilungen gehen zuerst vier schlauchförmige Zellen hervor, die in je vier kurze Zellen zerlegt werden. Alle diese Teilungsstadien verlaufen ohne Wandbildung, deren Eintreten jedoch in einem frühen, von Lagerberg nicht festgestellten Stadium erfolgen soll. Von den anderen Familien der *Rubiales* konnte für die *Valerianaceae* keine diesbezügliche Angabe gefunden werden; was die *Dipsaceae* betrifft, so liegt auch für sie keine direkte Angabe vor, doch sagt Balicka-Iwanowska, daß bei *Morina longifolia*: »le tissu endospermique présente une couche uniforme«, woraus wohl auf das Auftreten eines Wandbelages nuclearen Endosperms zu schließen ist. Bei dieser Gattung wurde ebenfalls das Fehlen eines Mikropylarhaustoriums, dagegen die Vermehrung der Antipoden festgestellt. Ein Vergleich der *Rubiales* auf Grund des hier behandelten Merkmals zeigt, daß Zellwandbildung den ersten Teilungen des Endospermkernes nicht unmittelbar folgt, daß jedoch die Anordnung der ersten Kerne eine ganz verschiedenartige ist. Schon innerhalb der *Rubiaceae* wurden von Lloyd diesbezüglich zwei verschiedene Ausbildungsformen, einerseits bei den *Spermacoceae* und *Houstonia* ein ursprünglich parietaler Wandbelag im Sinne von Hegelmaiers zweitem Typus, andrerseits ein von Anfang an kompaktes Endosperm nach Hegelmaier's erstem Typus beobachtet. Bei *Morina longifolia* dürfte wieder ein nuclearer Wandbelag vorliegen. Dagegen finden sich nach Eichinger's Beschreibung bei *Sambucus* vier in einer Reihe angeordnete erste Kerne. Demgegenüber erscheint es nicht ausgeschlossen, daß in diesem Verwandtschaftskreis auch eine Form auftaucht, welche die bei *Sambucus* beobachtete erste Kernteilungsrichtungen aufweist. Jedenfalls erscheint es sehr auffallend, daß innerhalb dieser abgeleiteten Familie noch eine so hochentwickelte endospermale Bildung auftritt. Über die Stellung von *Adoxa* selbst kann aber auf Grund dieses Merkmals allein nichts ausgesagt werden, da diese Gattung sich in dieser Hinsicht auch den *Saxifragaceae* einreihen ließe. Mikropylarhaustorien wurden bisher nur bei den *Rubiaceae* und hier vor allem bei den *Galieae* festgestellt. Diese Gruppe ist auch durch die extreme Ausbildung der Antipoden zu Haustorien ausgezeichnet, die einerseits durch Längsstreckung einer

einzigen Zelle, andrerseits durch Vermehrung und seriale Anordnung derselben erfolgt. Dies entspricht zwei morphologisch wohl verschiedenen, funktionell aber gleichwertigen Entwicklungsarten. Mit diesen *Rubiaceae* stimmen die *Dipsaeaceae* in der Vermehrung der Antipoden überein. Während sonst im Laufe dieser Darstellung eine Vermehrung der Antipoden zu einem Gewebe nicht immer hervorgehoben wurde, da seine haustorielle Funktion fraglich ist, schien es hier am Platze. Die starke Entwicklungstendenz dieser Zellen macht innerhalb dieses Verwandtschaftskreises die ganz ungewöhnliche Verlängerung bei den *Galieae* verständlich, während eine ähnliche Ausbildung innerhalb anderer Formengruppen, die allgemein Reduktion der Antipoden aufweisen, nicht zu erwarten ist. Die *Synandrae* sind, was die Endospermbildung betrifft, bis auf die *Goodeniaceae* alle in einzelnen Vertretern untersucht worden. Sie weisen sämtlich die nucleare Entwicklungsform auf. Für die *Cucurbitaceae* wurde dieses Verhalten von Tillmann festgestellt, der auch darauf hinweist, daß dieses Gewebe in der Embryonalregion bedeutend stärker, am unteren Ende des Embryosackes dagegen nur als dünne Schichte auftritt.

Von Longo ist bei *Cucurbita* eine sonst nicht beobachtete Anschwellung des Pollenschlauchs an der Berührungsstelle mit dem Embryosack beschrieben worden, der er haustorielle Funktion zuschreibt: »Credo tuttavia opportuno ricordare che nelle *Cucurbita* penetrate nel collo della nucella e giunte alla basa di esso il tubeto pollinicio si rigonfia in una bolla di diametro considerevole maggiore anche di quello del sacco embrionale e dalla quale bolla partono dei rami a fondo cieco più o meno svilupati, spesso anche più o meno ramificato che traforato la nucella e il tegumento interno scorrono fra i due tegumenti penetrando anche frequentamente in quello esterno e mettendosi cosi in stretto rapporto con gli strati più interni del tegumento esterno« In Anbetracht der bei den nahverwandten Formen so häufigen Ausbildung eines Mikropylarhaustoriums von der Makrospore liegt die Frage nahe, ob es sich hier nicht doch um eine morphologisch gleichwertige Bildung handelt. Jedenfalls erscheint es auffallend, daß hier,

wenn eine richtige Deutung vorliegt, innerhalb eines Formenkreises augenscheinlich die gleiche Ursache auf verschiedene Organe wachstumsfördernd wirkt. Für die *Campanulaceae* ist von Balicka-Iwanowska die Bildung eines Mikropylarhaustoriums beschrieben worden, das wohl einem Makrosporenhaustorium entspricht: »Après la fécondation, la partie micropylienne non entourée de tapètes, s'élargit peu à peu et forme un corps spongieux, rempli d'une masse protoplasmique uniforme vacuolisée au milieu, dans laquelle se logent les noyaux à l'état libre.« Dagegen besitzt das Chalazahaustorium wohl einen andern morphologischen Wert und entspricht nur einer einzigen Endospermzelle. Balicka-Iwanowska schildert die Entwicklung desselben folgendermaßen; »A l'extrémité du sac, nous voyons une formation analogue quoique différente dans son développement. Au moment de la formation des cellules endospermiques distinctes, l'extrémité chalazienne du sac sépare par une cloison et forme une éspèce de corps ovale, qui renferme outre les antipodes un noyau de l'endosperme . . . La cellule inferieure donne naissance à un haustorium chalazien d'une même constitution que le haustorium micropylien, à cette différence près qu'il est dépourvu de noyaux.«

Bei den *Lobeliaceae* hat Billings wohl auch nucleares Endosperm, aber eine außerordentlich schnelle Wandbildung beschrieben. Die beiden hier gebildeten Haustorien entsprechen daher bereits einzelnen Endospermzellen, während sonst bei Formen mit dieser Art der Endospermbildung meist eine Vergrößerung der Makrospore selbst eintritt und mehrere Kerne einwandern. Auch die *Campanulaceae* machen von dieser Regel bereits eine Ausnahme, indem hier trotz der nuclearen Endospermbildung das Chalazahaustorium nur einer Endospermzelle entspricht. Solche Ausnahmsfälle lassen die Einführung einer differenzierenden Terminologie von Endosperm- und Makrosporenhaustorium in Anbetracht dessen unnötig erscheinen, daß jede terminologische Unterscheidung dadurch, daß man sie leicht für eine prinzipielle Abgrenzung hält, sehr schädigend wirken kann. Es handelt sich ja in diesem Falle um einen morphologischen Unterschied, der ausschließlich

von dem Zeitpunkt der Wandbildung im Endosperm bestimmt ist. Wenn man dies jedoch im Auge behält, so erscheint diese Differenzierung der Terminologie infolge der schnelleren Verständigung wieder wünschenswert.

Für die *Goodeniaceae* hat Billings die Endospermbildung nicht beschrieben, dagegen die Ausbildung von Endospermhaustorien festgestellt. Für die ersten Stadien der Endospermentwicklung bei den *Stylidiaceae* gibt Burns folgende Beschreibung: »Nun beginnt der sekundäre Embryosackkern sich zu teilen. Bei der ersten Teilung steht die beide Pole der Teilungsfigur verbindende Linie parallel zur Längsachse des Embryosacks. Der obere Zellkern zerfällt nun in zwei Kerne; bei dieser zweiten Teilungsfigur steht die beide Pole verbindende Linie normal zur Längsachse des Embryosacks. Beide Tochterkerne teilen sich wieder in gleicher Richtung wie bei der ersten Teilung des Embryosackkerns; bei dieser Teilung tritt eine Zellwand auf, durch welche zugleich die obere Ausstülpung des Embryosacks von diesem getrennt wird.« Wir haben es nach dieser Beschreibung bei den *Stylidiaceae* wohl mit nuclearem Endosperm zu tun, doch weist die merkwürdige Konstanz in der Orientierung der ersten Kerne, für die nur bei den *Juncaceae* eine Analogie gefunden wurde, wohl darauf hin, daß auch hier eine Abstammung von Formen mit gekammerter Makrospore vorliegt und daß, einer Reduktion des Endosperms entsprechend, die Ausbildung der ersten Querwand entfallen ist. Die obere, auf diese Weise gebildete Ausstülpung entspricht daher, ebenso wie die später am chalazalen Ende entstandene, keiner Endospermzelle, sondern einem durch eine sekundäre Wandbildung abgeschnürten Teile des Embryosacks. Das Verhalten der *Stylidiaceae* stellt daher auch in dieser Hinsicht eine Übergangsform dar, indem die Haustorien einerseits einer Makrosporenausstülpung entsprechen, andrerseits doch wie Zellen durch Querwände von dem übrigen Teile nach Einwanderung mehrer freier Kerne abgeschnürt werden. Dieses Verhalten weist wohl, ebenso wie die eigenartige Orientierung der Kerne, auf eine Abstammung von Formen mit ursprünglicher Makrosporenkammerung hin. Unter den *Compositae* ist von Merell und Land bei *Silphium*,

von Eichler bei *Tragopogon* nucleares Endosperm festgestellt worden, bei *Erigeron* gibt Land eine merkwürdige Spindelstellung an, auf welche bereits von Lagerberg hingewiesen worden ist. »After a brief rest the definitive nucleus divides, and in the many preparations examined the cell plate was invariably parallel to the longer axis of the sac. The endosperm-nuclei after the last named division are usually multi-nucleate. . . . In the second division of the endosperm nuclei the cell plate is usually at right angles to the long axis of the sac. The two upper nuclei resulting from this last division more towards the end of the sac. . . .«

Aus der hier gegebenen Übersicht ist zu ersehen, daß die *Gynandrae* wohl stets nucleares Endosperm aufweisen, jedoch zumeist durch eine außerordentlich schnelle Wandbildung ausgezeichnet sind. Diese außerordentliche Geschwindigkeit bringt es mit sich, daß hier trotz des ursprünglich nuclearen Endosperms, meist Endospermzellen zu einem Haustorium heranwachsen, während sonst bei nuclearer Endospermbildung ein Makrosporenhaustorium aufzutreten pflegt. Die eigentümliche Orientierung der Kernspindeln und die Ausbildung der Haustorien der *Stylidiaceae* dürften auch durch die Abstammung von Formen mit gekammerter Makrospore eine leichtere Erklärung finden.

Die *Helobieae*, die den *Polycarpicae* angeschlossen wurden, enthalten nur wenige Vertreter mit rein nuclearem, in Form eines Wandbelages auftretendem Endosperm, überwiegend aber solche, deren erste Kernteilung zu zwei zellularen Endospermkammern führt, von welchen die obere allein durch Ausbildung freier auch hier in einem Wandbelag auftretender Kerne das Endosperm liefert, während die untere Kammer stets ungeteilt bleibt. Die ganze Gruppe ist durch Reduktion des Endospermgewebes charakterisiert, was einerseits in der Ausbildung eines Wandbelages, der wie Hofmeister hervorhebt, für exalbuminose Formen charakteristisch ist, andrerseits in der Entwicklung außerordentlich weniger Kerne und in dem häufigen vollkommenen Fehlen einer Wandbildung zum Ausdruck kommt. Unter den *Helobieae* lassen sich in dieser Hinsicht eine Anzahl von Formen

unmittelbar den *Polycarpieae*, und zwar, wie auch sonst vermutet, den *Nymphaeaceae* anschließen. Innerhalb der *Nymphaeaceae* stimmen sie wieder, was die hier behandelten Merkmale betrifft, am vollkommensten mit der *Cabomboideae* überein, da sie ebenso wie diese zellulares Endosperm entwickeln, dessen obere Kammer einen nuclearen Wandbelag zur Ausbildung bringt, während die untere zu einem Haustorium wird. Diese Formen erscheinen, wenn die *Helobieae* sich, wie Lotsy behauptet, monophyletisch entwickelt haben, in dieser Hinsicht als ursprünglich. Von den andern *Nymphaeaceae* sind alle *Helobieae* bezüglich dieser Merkmale stärker unterschieden, und zwar nicht so sehr von den *Nymphaeoideae*, die in der oberen Kammer das Endosperm zellular weiter entwickeln, als von den *Nelumbonoideae*, bei welchen in den durch die erste Teilung gebildeten Kammern in gleicher Weise Endosperm, und zwar zellulares Endosperm gebildet wird, während die untere Kammer der beiden anderen Familien zu einem Haustorium heranwächst. Für die *Helobieae* ist ferner die haustorielle Weiterentwicklung der terminalen Suspensorzelle allgemein charakteristisch.

An die *Nymphaeaceae*, respektive die *Cabomboideae* wurden auf Grund anderer Merkmale die *Alismataceae* angeschlossen, mit denen sie auch bezüglich dieses Merkmals übereinstimmen, da sie so weit untersucht, ebenfalls ein Haustorium entwickeln, welches morphologisch der unteren Zellkammer entspricht.

Die gleichen Verhältnisse hat Burr unter den Hydrocharitaceen für *Vallisneria* nachgewiesen, deren untere Zellkammer zu einer gefäßartigen Zelle auswächst. Mit dieser Gattung scheint in dieser Hinsicht *Elodea* überein zu stimmen, deren Untersuchung von Wyllie durchgeführt wurde, der seinen Befunden wohl, wie auch Coker vermutet, eine falsche Deutung gegeben hat. Dieser Autor fand im antipodialen Ende des Sackes einen Extranucleus und meint, daß das plötzliche Auftreten desselben »when one has in mind the behaviour of the polars, might suggest that these nuclei donot always fuse and that one of them passes down to the lower end of the embryosac and joins those in the

antipodal pouch. The general evidence however is against this view. In all embryosacs studied at earlier stages the lower polar had passed out of the tip and its return to the antipodal group seems improbable.« Coker spricht in seiner vortrefflichen Arbeit über die *Pontederiaceae* bereits die Vermutung aus, daß dieser Nucleus in gleicher Weise entstanden sei, wie bei der von ihm untersuchten Familie und die Befunde bei *Vallisneria* dürften wohl als eine Bestätigung dieser Vermutung aufzufassen sein. Während *Elodea* daher auch in der Ausbildung zweier Zellkammern mit *Vallisneria* übereinzustimmen scheint, findet sich bei *Enalus* unter den *Hydrocharitaceae* bereits ein, ohne vorhergehende Kammerung auftretendes nucleares Endosperm, was diese Form in Anbetracht der allgemeinen Rückbildung dieses Gewebes innerhalb der *Helobieae* als stärker abgeleitet charakterisieren dürfte. Diese Auffassung steht jedoch mit der auf Grund morphologischer Verhältnisse behaupteten großen Ursprünglichkeit der *Stratioideae* nicht im Einklang. Es erscheint auch notwendig, darauf hinzuweisen, daß die bisherigen Endospermbefunde bei der *Alismataceae* und *Butomaceae* nicht zugunsten einer näheren Verwandtschaft von *Enalus* zu den *Butomaceae* sprechen würde, da gerade diese Gattung zum Unterschiede zu *Elodea* und *Vallisneria* einerseits, *Butomus* und *Limnocharis* andrerseits, nucleares Endosperm aufweist. Zu positiven phylogenetischen Schlußfolgerungen kann die Betrachtung eines Einzelmerkmals natürlich nicht berechtigen.

Die *Butomaceae* bringen, so weit untersucht, zwei aus der ersten Teilung resultierende Zellkammern zur Ausbildung, deren untere sich nicht weiter teilt, während die obere allein das Endosperm, und zwar als nuclearer Wandbelag entwickelt.

Unter den *Scheuchzeriaceae* dürfte nach einer Abbildung Hofmeister's *Scheuchzeria palustris* eine Kammerung des Embryosackes aufweisen, doch bedarf dies erst der Nachuntersuchung. Die textliche Darstellung würde jedoch nicht zugunsten dieser Auffassung sprechen. Die anderen bisher untersuchten *Scheuchzeriaceae*, *Lilaea* und *Triglochin*

erscheinen jedoch jedenfalls durch Ausbildung eines einfachen nuclearen Wandbelages charakterisiert. Wenn sie sich, wie Lotsy behauptet, den *Alismataceae* anschließen und wenn sie im Verhältnis zu diesen überhaupt reduziert erscheinen, so zeigt es sich wieder klar, daß bei den *Helobieae* die Ausbildung des nuclearen Endosperm gegenüber der gekammerten Makrospore eine Reduktion darstellt.

An *Lilaea* schließt Lotsy die *Zostereae* an. Von diesen weist *Zostera* nucleares Endosperm auf. Diese Art der Endospermbildung findet sich unter den sonst bisher untersuchten *Potamogetonaceae* nur noch bei einzelnen *Potamogeton*-Arten, nämlich bei *Potamogeton natans* nach Holferty und Schaffner, ebenso, trotz Wiegand's Auslegung, entsprechend der Schilderung seines Befundmaterials, wohl auch bei *Potamogeton foliosus*. Was diese Art betrifft, so dürfte Wiegand, wie bereits Coker behauptet, seinen Befunden gewiß eine fälschliche Deutung gegeben, indem er sagt: »At the base are the four antipodal cells, three of which are very small and chromatic, and are descendents of the same nucleus while one is very large and together with the polar nucleus is derived from another parent. The antipodals are separated from the main cavity by a membrane formed at the time of the separation of the polar nucleus and the antipodal cell.« Eine Betrachtung der Abbildung läßt wohl keinen Zweifel zu, daß der vierte sich so abweichend verhaltende »Antipodialkern« in Wirklichkeit einem Endospermkern entspricht und daß wir bei dieser Form daher eine zellulare Kammerung vor uns haben. Doch ist diese Frage nicht von prinzipieller Bedeutung, da die *Potamogeton*-Arten sich darin verschiedenartig verhalten, indem *Potamogeton lucens* nach Cook einen gekammerten Embryosack zur Ausbildung bringt, dessen untere Kammer sich zu einem Haustorium umbildet, während die obere allein das Endosperm als nuclearen Wandbelag zur Ausbildung bringt, um dessen Kerne oftmals überhaupt keine Wandbildung stattfindet. Die Gattung *Potamogeton* nimmt daher auf Grund dieses Merkmal die gleiche Zwischenstellung zwischen *Elodea* und *Ruppia* ein, wie Chrysler sie bereits auf Grund anderer Merkmale festgestellt hat. *Ruppia* schließt sich in der Aus-

bildung eines gekammerten Embryosackes, dessen untere Kammer zu einem Haustorium wird, während die obere einen nuclearen Wandbelag ausbildet, *Potamogeton lucens* an.

Die *Najadaceae*, die von Chrysler an *Ruppia* angegliedert wurden, zeigen noch deutliche Spuren zellularer Kammerung des Embryosackes, da sowohl bei *Zannichelia* als auch bei *Najas* der ganze nucleare Wandbelag bloß aus dem oberen Tochternkern des sekundären Endospermkerns hervorgeht; nur bildet sich hier zum Unterschiede zu *Ruppia* zwischen den beiden ersten Schwesterkernen des Endosperms keine Querwand aus.

Die beste Erklärung für diese Endospermverhältnisse wäre gegeben, wenn man die Gattung *Potamogeton* etwa zwischen *Alismataceae* und *Scheuchzeriaceae* einreihen könnte, so daß sich *Elodea* an ihre bezüglich der hier behandelten Merkmale wohl reduzierten Arten an *Potamogeton lucens* dagegen eine weitere über *Ruppia* zu *Zannichelia* und *Najas* reichende zweite Reduktionsreihe angliedern ließe. Die Lösung dieser Fragen setzt jedoch naturgemäß die Beiziehung eines großen Merkmalkomplexes voraus.

Die *Liliiflorae* erscheinen gegenüber den *Helobieae* allgemein durch die Ausbildung eines kräftigen Endosperms charakterisiert, das auch in den Fällen, wo es als nuclearer Wandbelag auftritt, doch nach und nach den ganzen Embryosack ausfüllt und, so weit untersucht, stets Wandbildung aufweist. Diese Reihe ist jedoch, was die Endospermbildung betrifft, nicht einheitlich, sondern läßt sich in zwei Gruppen gliedern, indem einerseits die *Burmanniaceae, Bromeliaceae* und *Pontederiaceae*, ebenso wie die *Cabomboideae*, zuerst zwei zellulare Endospermkammern ausbilden, während die andern untersuchten *Liliiflorae* nämlich die *Juncaceae, Liliaceae, Amaryllidaceae* und *Irideae* sofort nucleares Endosperm entwickeln.

Die erstgenannte der beiden Gruppen weist jedoch ihrerseits bei den sie zusammensetzenden Familien in dieser Hinsicht verschiedene Verhältnisse auf. Während die *Burmanniaceae*, was die Umwandlung der unteren Kammer zu einem Haustorium betrifft, mit den *Cabomboideae*, respektive den

durch die gleiche Endospermbildung charakterisierten *Helobieae* übereinstimmen, entwickeln die beiden anderen Familien auch in dieser Kammer Endosperm. Was dessen Auftreten betrifft, zeigt sich aber insofern auch wieder ein Unterschied, als es bei den *Pontederiaceae* zuerst als nuclearer Wandbelag, bei den *Bromeliaceae* jedoch soweit untersucht, sofort zellular entsteht, ein Unterschied, auf den Coker auch bereits hingewiesen hat. Innerhalb der *Burmanniaceae* selbst läßt sich, was die Ausbildung des basalen oder haustorialen Apparates betrifft, nach Ernst und Bernard vielleicht in gleicher Weise eine Entwicklungsreihe aufstellen, wie Schmid sie bei den *Scrophulariaceae* festgestellt hat. Während nämlich unter den bisher untersuchten Formen *Burmannia* Championi eine einkernige Basalzelle aufweist, finden sich bei *Burmannia candida* und *Thismia*-Arten in derselben zwei Kerne entwickelt, zwischen welchen bei *Thismia* Wandbildung auftritt. Es ließe sich daher, was die Endospermverhältnisse betrifft, von den *Nymphaeaceae*, respektive den *Cabomboideae* oder manchen *Helobieae* über *Burmannia* Championi zu *Burmannia candida* und den *Thismia*-Arten und von diesen über die *Bromeliaceae* zu den *Pontederiaceae* eine morphologische Reihe bilden. Wie weit eine solche Reihe sich auch in der Ausbildung anderer embryologischer Merkmale widerspiegelt, wurde nicht beobachtet. Es kann daher noch nichts darüber ausgesagt werden, ob in dieser Reihe, wie man vermuten möchte, die phylogenetischen Beziehungen zum Ausdrucke kommen.

Zum Unterschiede zu diesen drei Familien zeigen die anderen *Liliiflorae*, soweit untersucht, überhaupt keine Kammerung, sondern bringen sofort nucleares Endosperm zur Ausbildung. Unter diesen Familien dürften sich vielleicht die Verhältnisse bei den *Iuncaceae* am leichtesten der ersten Gruppe anschließen lassen, da diese Familie nach Laurent eine merkwürdige, sonst nirgends beschriebene Polarität in der Ausbildung der Endospermkerne aufweist, die vielleicht durch Zurückführung auf eine ursprüngliche endospermale Kammerung des Embryosacks eine Erklärung finden könnte. Laurent beschreibt diese Vorgänge folgendermaßen: »La

première division du noyau secondaire est oblique et les deux premiers noyaux de l'albumen se séparent dans le même sens. On pourrait les confondre avec les noyaux polaires, mais ils en diffèrent par deux traînées protoplasmatiques plus denses et plus chromophiles. Ils s'écartent de plus en plus et se dirigent vers les pôles du sac embryonnaire. . . . Chacun des deux noyaux se divise ensuite verticalement pour en donner deux autres disposés côte à côte dans le plan horizontral.« Die darauffolgenden Stadien ergeben ein Bild, das an die für andere *Liliiflorae* dieser Gruppe gegebene Abbildungen erinnert, doch dürfte die ursprüngliche Polarität in der Entwicklung wohl auffallend erscheinen. Bei den Irideen, den in außerordentlich zahlreichen Vertretern von den verschiedensten Forschern untersuchten Liliaceen und den Amaryllideen ist bisher bloß nucleares Endosperm festgestellt worden, nur eine von Hofmeister für *Hippeastrum* gegebene Abbildung dürfte darauf hinweisen, daß bei den Amaryllideen auch eine endospermale Kammerung des Embryosackes auftreten kann, doch bedarf dies erst einer Nachprüfung.

Einstweilen läßt sich, was die Endospermbildung betrifft, eine Teilung der *Liliiflorae* in zwei Gruppen vornehmen, deren erstere von den *Burmanniaceae* über die *Pontederiaceae* zu den *Bromeliaceae* eine gerade Entwicklungsreihe darstellen könnte, während die zweite Gruppe sich in den *Juncaceae* und eventuell in den *Amaryllideae* an die erstgenannten anschließen ließe. Über die phylogenetischen Beziehungen läßt sich jedoch natürlich vor Untersuchung einer viel größeren Formenzahl, vor allem aber ohne den Vergleich mit den aus anderen Merkmalen abgeleiteten Resultaten nichts aussagen.

Die *Glumiflorae* und *Eriocaulaceae* zeigen, soweit die bisherigen Untersuchungen und vor allem die dieser Arbeit zugänglichen Befunde reichen, durchwegs nucleares Endosperm, das in größerer Menge, von Wandbildung gefolgt, aufzutreten scheint. Diese beiden Reihen dürften sich daher in der Endospermbildung von den *Helobieae* entfernen, und den *Liliiflorae,* respektive der zweiten Gruppe derselben, anschließen.

Die Scitamineen bilden ebenfalls, wie Humphrey nachgewiesen hat, das Endosperm in Form eines ursprünglichen Wandbelages aus. Was die Quantität desselben betrifft, so ließ sich eine von den Musaceen über die Zingiberaceen und Cannaceen zu den Marantaceen absteigende Reihe feststellen.

Von der letzten Reihe der Monocotyledonen, den *Spadiciflorae*, bilden die *Palmae* soweit Angaben gefunden wurden, nucleares Endosperm aus, dagegen zeigen die *Araceae* in dieser Hinsicht kein einheitliches Verhalten. Während *Arisaema* und *Dieffenbachia,* zwei verschiedenen Unterfamilien angehörige Gattungen nach Gow, *Symplocarpus* nach Rosendahl nucleares Endosperm aufweisen, ist bei den anderen Vertretern zellulares Endosperm festgestellt worden. Für *Pothos longifolia* hat schon Hofmeister das sofortige Auftreten einer Zellwand zwischen den beiden Tochterkernen des Endospermkerns festgestellt, das gleiche wurde bei *Anthurium violaceum* von Campbell beobachtet, für *Spathicarpa* von ihm vermutet; bei *Pistia* ist von Hofmeister die Ausbildung einer Reihe von Querwänden, woraus ein strickleiterartiges Stadium, resultiert, beschrieben worden. Für andere Formen ist nur das schnelle Auftreten von Zellwänden, aber keine bestimmte Orientierung derselben hervorgehoben worden. Was die Art der Endospermbildung betrifft, scheinen die *Araceae* daher sehr verschiedenartige Verhältnisse aufzuweisen. Es dürften sich unter ihnen Formen mit gekammerter und ungekammerter Makrospore, und zwar mit zwei oder mehreren Kammern finden, die entweder in gleicher Weise Endosperm, und zwar zellulares oder nucleares Endosperm bilden oder sich wie bei *Pothos* ungleich verhalten, indem die obere allein das nucleare Endosperm liefert, während die untere zu einem persistierenden Haustorium heranwächst.

Hofmeister selbst macht in seiner 1861 erschienenen Arbeit über die Embryobildung bei den Monocotylen keineswegs eine Unterscheidung zwischen einem »ursprünglich einzelligen, nur durch Zellenteilung wachsenden« und einem durch freie Zellbildung entstehenden, also

zwischen zellularem und nuclearem Endosperm, während er in seiner 1859 vorangegangenen, grundlegenden Arbeit gerade eine Zusammenstellung der ihm bekannten, zellulares Endosperm aufweisenden Dicotylen gegeben hatte, sondern er beschreibt hier ohne terminologische Abgrenzung. Er erklärt die Verschiedenartigkeit der Endospermbildung bei den Monocotyledonen als ausschließlich durch die Breite des Embryosacks bedingt, insofern, als bei einem schmalen Querschnitte desselben seine Ausfüllung sehr früh erfolgen kann, indem die von dem Wandbelag losgelösten Endospermzellen in den Mittelraum des Embryosackes gelangen, bei rascher Größenzunahme jedoch jede für sich einen Querschnitt des Sackes ganz und gar einnehmen, so daß der ganze Sack sehr bald nach der Befruchtung durch eine Längsreihe scheibenförmiger Endospermzellen ausgefüllt ist. Dies ist der Fall bei *Pistia stratiotes*; mit einer kleinen Modifikation, insofern nur der obere Teil des Embryosackes sich erfüllt, der untere leer bleibt, ist das gleiche für alle Arten von *Arum* Regel. Für die Gattung *Nephthytis* wurde einerseits in *Nephthytis Gravenreuthii* von Gow nucleares, andererseits bei *Nephythytis Daraquiniana* von Campbell zellulares Endosperm festgestellt. Eine Einreihung dieser Formen in ihre Untergruppen ergibt folgende Verhältnisse. Von den *Pothoideae* erscheinen die beiden diesbezüglich von Hofmeister und Campbell untersuchten Gattungen durch die Ausbildung zellularen Endosperms in Form eines gekammerten Embryosacks gekennzeichnet, dessen untere Kammer bei *Pothos* zu einem Haustorium auswächst, bei *Anthurium* dagegen durch vertikale Wände in mehrere Zellen geteilt wird. Während das zentrale Endosperm bei *Anthurium* durch Anlage von weiteren Querwänden in dem Sinne entsteht, daß die obere Kammer zuerst durch eine Querwand und jede so entstehende Zelle wieder durch eine Querwand geteilt wird, ist für *Pothos* dieser Vorgang nicht beschrieben, dürfte aber, nach der Abbildung zu schließen, durch nucleare Endcspermbildung ersetzt sein. Die beiden *Pothoideae* würden in diesem Fall in der Kammerung der Makrospore übereinstimmen, während sie sich jedoch im Verhalten dieser Kammern sehr deutlich voneinander

unterscheiden. Von den *Aroideae* ist für verschiedene *Arum*-Arten und *Spathicarpa* zellulares Endosperm festgestellt worden. Für *Arum* hat Hofmeister insofern eine Kammerung der Makrospore beschrieben, als nur ihr oberer Teil sich mit Endosperm füllt, der untere dagegen leer bleibt und bei *Spathicarpa* vermutet Campbell, daß sich die ersten Stadien der Endospermbildung, wenn er dieselben auch nicht beobachten konnte, mit den Befunden bei *Anthurium* decken. *Arisaema* weist dagegen nach Gow nucleares Endosperm auf. Unter den *Pistioideae* ist von Hofmeister für *Pistia* ein vielkammriger Embryosack beschrieben worden, dessen Kammern sich augenscheinlich alle gleich verhalten. Unter den *Lasioideae* ist von Gow für *Nephthytis* bei der von ihm untersuchten Art nucleares, von Campbell bei einer anderen Art zellulares Endosperm festgestellt worden. Unter den *Calloideae* weist Lysichiton nach Campbell nucleares Endosperm auf. Für *Calla* hat Hofmeister die ersten Teilungsstadien nicht beschrieben, er hat nur ausgesagt, daß die Endospermbildung bloß im unteren Teile des Embryosackes stattfindet, während der obere noch zellenleer bleibt. Bei *Symplocarpus foetidus* wurde von Rosendahl nucleares Endosperm festgestellt. Unter den *Philodendroideae* ist für *Dieffenbachia* von Gow nucleares, für *Aglaonema* zellulares Endosperm beobachtet worden. Campbell hat bei dieser Gattung zwar die erste Wandbildung nicht beobachtet, schließt aber aus einem Vergleich mit *Anthurium* und *Spathicarpa* darauf, daß auch hier die erste Teilungswand als Querwand auftritt. Die weitere Endospermbildung erfolgt nur rein zellular von der Basis zur Mikropyle.

So würden sich die Endospermverhältnisse der *Araceae* auf Grund der Deutungen darstellen, die den bisherigen Befunden gegeben. Ein Vergleich dieser Befunde selbst legt jedoch die Vermutung nahe, daß es sich hier ebenso wie innerhalb anderer Formenkreise vielfach um eine irrtümliche Auslegung handeln dürfte. Zu dieser Vermutung gelangt man aus verschiedenen Gründen. So ist es eine auffallende Erscheinung, daß innerhalb ein und derselben Familie einerseits, wie Gow es für *Arisaema* beschreibt, drei minimale Antipoden, bei

Nephthytis Liberica nach Campbell sogar eine vollkommene Unterdrückung dieser Zellen auftreten soll, daß dagegen bei anderen Gattungen eine Vermehrung zu einem oft mächtigen Gewebe vor sich geht, daß diese Vermehrung ferner wie bei *Spathicarpa* und *Symplocarpus* erst nach erfolgter Befruchtung eintritt, bei *Lysichiton* sogar im Falle des Ausbleibens der Befruchtung vollkommen fehlt. Diese Tatsachen allein würden jedoch noch nicht so erstaunlich erscheinen, wenn nicht die auffallende morphologische Übereinstimmung dieses sogenannten Antipodengewebes mit dem basalen Endosperm von *Anthurium* hinzutreten würde. Ein genauerer Vergleich einzelner Fälle ergibt folgendes Bild. Bei *Pistia* und *Pothos* hat bereits Hofmeister das der ersten Kernteilung unmittelbar folgende Auftreten von Querwänden beschrieben, die zu einer Kammerung der Makrospore führt. Das gleiche wurde für *Nephthytis Liberica* und *Anthurium violaceum* von Campbell beschrieben, wo das in den beiden so gebildeten Kammern auftretende Endosperm insofern verschieden ist, als das untere aus viel umfangreicheren, großkernigen Zellen besteht. Kurze Zeit nach der Befruchtung sind die Antipoden hier bereits verschwunden. Die gleiche Art der Endospermbildung soll sich nach Campbell auch bei *Spathicarpa* finden, doch sind hier die ersten Teilungsstadien nicht beobachtet. Es wäre daher sehr leicht möglich, daß das nach der Befruchtung auftretende starke, sogenannte Antipodengewebe dem basalen Endosperm von *Anthurium* entspricht, mit dem es morphologisch übereinstimmt. Zellulares Endosperm soll sich ferner nach Gow bei *Aglaonema versicolor* finden, doch scheint er darunter nur eine der Kernteilung unmittelbar folgende Wandbildung und nicht eine bestimmte Orientierung der Zellwände zu verstehen. Es dürfte jedoch auch hier wahrscheinlich sein, daß das außerordentlich schwierig erkennbare erste Teilungsstadium des Endospermkernes nicht beobachtet wurde, daß dieses von der Bildung einer Querwand gefolgt wird, so daß das zwei bis elf Zellen umfassende, häufig jedoch mächtige Antipodengewebe auch hier einem basalen Endosperm entspricht. Nucleares Endosperm ist innerhalb der *Araceae* von Rosendahl unter

Vorbehalt bei *Symplocarpus foetidus* beschrieben worden. Er sagt diesbezüglich jedoch weiters: »After the endosperm tissue has been built up by the formation of cell walls a number of large cells with greatly enlarged nuclei become differenciated in the antipodal region. It has been impossible to trace the origin directly by following the actual division of the original antipodal cells, yet there seems little doubt, that it is derived in this way. In many cases no sharp line of demarcation can be noted between these cells and the endosperm tissue still this does not preclude the possibility of their being formed by division from the antipodals.« Er betont ferner die Größe der Zellen und ihrer Kerne und sagt, daß das Antipodengewebe in der Entwicklung dem Endosperm eher nachfolgt. Wir dürften es wohl auch in diesem Falle mit einer gekammerten Makrospore und basalem Endosperm zu tun haben. Um nucleares Endosperm, wie Gow behauptet, dürfte es sich dagegen tatsächlich bei *Dieffenbachia Daraquiniana* und *Arisaema* handeln, bei welcher Gattung kein besonderes Antipodengewebe festgestellt worden ist.

Diese Übersicht sollte kein erschöpfendes Bild der Endospermverhältnisse bei den *Araceae* geben, sie sollte nur die Behauptung begründen, daß es sich bei Auslegung der Befunde vielfach um eine irrige Deutung handeln könnte. Dies erscheint ohneweiters möglich, wenn man die außerordentliche Schwierigkeit der Beobachtung so dünner Membranen bedenkt. Es ist selbstverständlich bei dem momentanen Zustand der ganzen Frage nicht im mindesten möglich, phylogenetische Folgerungen aus der Verteilung dieses Merkmals ableiten zu wollen. Jedenfalls dürfte die ganze Familie der *Araceae*, was die Ausbildung des Endosperms betrifft, ganz ungewöhnlich mannigfaltig erscheinen, indem sich hier sowohl Formen mit einem zweikammerigen Embryosack, und zwar solche, deren obere und solche, deren untere Kammer das Endosperm liefert, ferner Vertreter mit einer vielkammerigen Makrospore und endlich mit nuclearer Endospermbildung finden. Auch insofern scheint eine Mannigfaltigkeit der Ausbildung vorzukommen, als im Falle eines zweikammerigen

Embryosackes das Endosperm in der oberen Kammer zellular oder nuclear entstehen kann. Eine Beziehung zwischen diesen verschiedenen Formen wird sich jedoch erst auf Grund einer umfassenden Durcharbeitung dieser Familie ergeben.

Es ist dagegen wohl am Platze auf das in dieser Hinsicht übereinstimmende Verhalten der *Araceae* und *Piperales* hinzuweisen, insofern als diese beiden Reihen, deren phylogenetische Zusammengehörigkeit so oft betont wurde, auch in der großen Mannigfaltigkeit dieser Gewebebildung übereinstimmen. Es soll ferner hervorgehoben werden, daß unter den hier behandelten Formen *Pothos* mit den *Helobieae*, respektive den *Nymphaeaceae* die größte Übereinstimmung zeigt.

Ähnliche Verhältnisse, wie sie Campbell für *Lysichiton* beschrieben hat, wurden von ihm auch bei *Sparganium* festgestellt, wo sich gleichfalls nucleares Endosperm und ein nach der Befruchtung auftretendes Antipodengewebe finden soll. Auch in diesem Falle dürfte es sich jedoch um eine irrtümliche Auslegung der Befunde handeln und *Sparganium* ebenso wie andere *Araceae* einen gekammerten Embryosack und ein großzelliges basales Endosperm, nicht aber ein Antipodengewebe aufweisen. Über diese Verhältnisse kann man jedoch ohne Nachprüfung zu keinem abschließenden Urteil gelangen.

An die *Araceae* dürfte sich auch, was die hier behandelten Merkmale betrifft, *Lemna minor* eng anschließen. Für diese hat Caldwell eine Differenzierung des Endosperms beschrieben, indem zwei mächtige basale Endospermzellen auftreten, die wahrscheinlich aus dem unteren Tochterkern des Endospermkerns hervorgegangen sind. Die Antipoden gehen hier bald zugrunde.

Für die *Typhaceae* und *Pandanaceae* konnten Angaben über die Art der Endospermbildung nicht gefunden werden.

Die *Orchidaceae* sind durch die ganz besondere Reduktion des Nährgewebes ausgezeichnet, das von allen bisher untersuchten Gattungen nur bei *Cypripedilum* und auch hier nur fakultativ auftritt, sonst überhaupt nicht zur Ausbildung gelangt. Dagegen erreichen die mikropylaren Suspensor-

haustorien manchmal eine außerordentliche Entwicklung und dürften ein vortreffliches Merkmal zur Charakterisierung der Gruppen darstellen.

Ein Vergleich der Endospermverhältnisse ergibt auf Grund der hier zugänglichen Befunde, das außerordentlich häufige Auftreten einer gekammerten Makrospore, respektive zellularer Endospermbildung innerhalb der *Spadiciflorae.* Dies findet sich unter der *Liliiflorae* bei den *Bromeliaceae, Pontederiaceae* und *Burmanniaceae,* am häufigsten aber unter den *Helobieae* bei den *Alismaceae, Butomaceae,* innerhalb der *Hydrocharitaceae* und *Potamogetonaceae* und endlich bei den *Najadaceae.* Da die Monocotyledonen diese Form der Endospermbildung in ihren ursprünglichsten Vertretern wie den *Alismaceae* aufweisen, so erscheint diese Art der Endospermbildung selbst, bei Annahme einer monophyletischen Ableitung der Monocotyledonen als ursprünglich, das nucleare Endosperm als abgeleitet. Die größte Übereinstimmung in der Ausbildung dieses Gewebes findet sich nun zwischen den *Helobieae* und den *Nymphaeaceae,* und zwar insbesondere den *Cabomboideae.* Sowohl bei der ursprünglichsten Familie der *Helobieae* als bei dieser Unterfamilie der *Nymphaeaceae* tritt eine zellulare Kammerung der Makrospore auf, deren untere Kammer zu einem Haustorium auswächst, während die obere nucleares Endosperm liefert. Von den *Nymphaeoideae* sind sie, was diese Merkmale betrifft, ein wenig unterschieden, da diese wohl die gleiche Kammerung und Haustorialentwicklung zeigen, aber der endospermalen Kernteilung der oberen Kammer Wandbildung unmittelbar folgen lassen. Dieses Endosperm tritt jedoch bei den *Helobieae,* als Zeichen der Reduktion, nur mehr als Wandbelag auf, enthält sehr wenige Kerne und bringt meist keine Zellwände mehr zur Ausbildung. An die auch auf Grund anderer Merkmale als die primitivsten *Helobieae* bezeichneten *Alismaceae,* läßt sich unter den *Hydrocharitaceae* die Gattung *Vallisneria* und an diese *Elodea* anschließen, da diese gleichfalls eine gekammerte Makrospore aufweisen. Gegenüber diesen Formen erscheint die Gattung *Enalus* durch die Ausbildung nuclearen Endosperms als abgeleitet. An *Vallisneria* und *Elodea* lassen sich wieder die

Butomaceae anschließen, die wohl nicht mehr ein Haustorium, jedoch einen gekammerten Embryosack besitzen. Die den *Alismataceae* angeschlossene Familie der *Scheuchzeriaceae* dürfte in *Scheuchzeria* vielleicht noch eine Makrosporenkammerung aufweisen, während *Lilaea* und *Triglochin* bereits nucleares Endosperm ausbilden. An die *Alismataceae* wurden in einer anderen Richtung die *Potamogetonaceae* angereiht, die in der Gattung *Potamogeton* sowohl Formen mit, als solche ohne Kammerung der Makrospore umfaßt. Den ungekammerten Arten ließe sich, Chrysler's Resultaten entsprechend, *Elodea* den gekammerten *Ruppia* anschließen. Die von *Ruppia* abgeleiteten Gattungen *Zannichelia* und *Najas* dürften sich auch, was die Endospermbildung betrifft, insofern als abgeleitet erweisen, als das ganze eigentliche Endosperm von dem oberen Tochterkern des Endospermkernes abstammt, ohne daß durch Ausbildung einer Querwand eine Kammerung des Embryosackes vor sich zu gehen scheint. Dieses Fehlen der Querwand könnte, wenn es sich bestätigt, einer Reduktion entsprechen.

So würden sich in Verbindung mit den von Lotsy zusammengestellten, auf Grund anderweitiger Verhältnisse gewonnenen Resultaten die phylogenetischen Beziehungen der *Helobieae* bei Berücksichtigung der Endospermentwicklung darstellen.

Es erübrigt noch hervorzuheben, daß die *Helobieae* durch eine gefäßartige Suspensorzelle ausgezeichnet sind, was auch in Anbetracht der innerhalb der *Nymphaeaceae* selbst, von *Nelumbo* bis zu *Cabomba* aufsteigenden Entwicklung dieses Organs und der außerordentlichen Ausbildung, die es innerhalb der *Rosales*, der zweiten von den *Cabomboideae* abgeleiteten Gruppe erreicht, auffallend und bedeutungsvoll erscheint.

Die *Liliiflorae*, respektive die *Liliaceae* sind von Wettstein den *Helobieae*, und zwar insbesondere den *Alismaceae* und *Butomaceae* angeschlossen worden. Den *Liliiflorae* wurden wieder die *Scitamineae* und *Gynandrae* angereiht, einesteils auf die Beziehung der *Juncaceae* zu den *Cyperaceae*

und *Enantioblastae*, andrerseits auf die Zusammengehörigkeit der letzteren mit den *Gramineae* hingewiesen, während Lotsy sie unmittelbar den *Alismaceae* anschließen möchte. Dieser Forscher spricht sich auch für eine Ableitung der *Pontederiaceae* von den *Commelinaceae* oder den *Liliaceae* und ebenso wie Wettstein für den Anschluß der *Bromeliaceae* an die *Liliaceae* aus.

Auf Grund der bisherigen Befunde über die Endospermverhältnisse der *Liliiflorae* lassen sich innerhalb derselben zwei Gruppen bilden, deren erstere die eine gekammerte Makrospore aufweisenden *Burmanniaceae*, *Bromeliaceae* und *Pontederiaceae*, die andere die *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Irideae* und vielleicht auch *Amaryllideae* mit nuclearer Endospermbildung umfaßt. Was die hier behandelten Merkmale betrifft, ließe sich innerhalb der erstgenannten Gruppe eine phylogenetische Zusammengehörigkeit vermuten, die aber selbstverständlich auf Grund von Einzelmerkmalen nur angedeutet werden kann. Die *Juncaceae*, respektive *Amaryllideae* scheinen, was das hier behandelte Merkmal betrifft, vielleicht eine Zwischenstellung zwischen den *Burmanniaceae*, *Bromeliaceae* und *Pontederiaceae* einerseits und den *Iridaceae* und *Liliaceae* andrerseits einzunehmen. Die *Glumiflorae*, *Eriocaulaceae* und *Commelinaceae* dürften sich bezüglich der Endospermverhältnisse diesen *Liliaceae* anschließen. Auf Grund dieses Merkmales läßt sich auch gegen die vorgeschlagene Ableitung der *Orchidiaceae* von den *Scitaminaceae* nichts einwenden, da hier entsprechend der allgemeinen Reduktionstendenz des Nährgewebes nucleares Endosperm, meist jedoch überhaupt keines mehr ausgebildet wird. Die Entwicklung des Suspensors scheint innerhalb der Familie selbst vor sich zu gehen. Gegenüber diesen Formen erscheinen die *Araceae* durch das häufige Auftreten einer gekammerten Makrospore und in dem Vorkommen eines Endospermhaustoriums als ursprünglich und stimmen in dieser Hinsicht mit den *Nymphaeaceae*, respektive *Helobieae* überein, schließen sich ferner bezüglich der Endospermbildung auch den *Piperales* an. Die gleichen Verhältnisse wie bei ihnen, dürften sich auch bei den *Sparganiaceae* finden, während für die *Pandanaceae* und *Typhaceae* keine diesbezüglichen

Angaben aufgefunden werden konnten. Die Verwandtschaft der *Lemnaceae* mit den *Araceae* dürfte dagegen ebenfalls in der Morphologie des Endosperms zum Ausdruck kommen, da sich bei dieser Familie nach Caldwell wohl eine Differenzierung des Endosperms in zwei Zonen, aber keine die Makrospore kammernde Querwand bildet. Wenn die Auslegung der Befunde sich bestätigen sollte, so würde zwischen *Lemna* und den *Araceae*, was die Endospermverhältnisse betrifft, das gleiche Verhältnis herrschen wie zwischen den *Najadaceae* und *Ruppia*. Es würde sich im Fehlen der Querwand die Reduktion dieses Gewebes und somit die abgeleitete Stellung der *Lemnaceae* gewissen *Araceae* gegenüber aussprechen. Im Gegensatz zu diesen Formen bilden die *Palmae*, soweit Befunde zugänglich waren, nucleares Endosperm, und zwar ohne besondere Haustorialbildungen aus.

Zusammenfassung.

In Anbetracht der großen Ausführlichkeit, die in der Behandlung einzelner Reihen geboten schien, ist es zur Erleichterung der Übersicht wohl notwendig, eine gedrängte Zusammenstellung der wichtigsten Beziehungen zu geben, die sich aus diesem Vergleich ableiten lassen.

Die ***Monochlamideae*** *sind in der größten Zahl ihrer Reihen wie den Verticillatae, Fagales, Leitneriales, Centrospermae, Hamamelidales und Tricoccae durch die Ausbildung nuclearen, wohl meist als Wandbelag auftretenden Endosperms charakterisiert. Nur die Piperales und Santalales, zwei Reihen, deren phylogenetische Beziehungen noch ungeklärt sind, machen hiervon eine Ausnahme.*

Die Verticillatae, Fagales, Leitneriales, Salicales, Proteales, Urticales und Centrospermae besitzen einen besonders langgestreckten Embryosack, der durch die Ausbildung divertikelartiger Fortsätze oder durch das Auftreten hypertrophierter Endospermkerne sehr häufig als Makrosporenhaustorium ganz besonders charakterisiert erscheint, aber wohl stets als solches aufzufassen ist. Es drückt sich daher

auch in dem hier behandelten Merkmalkomplexe die Zusammengehörigkeit dieser Reihen aus.

Ganz anders verhalten sich die Santalales und Piperales, die beide zellulares Endosperm zur Entwicklung bringen. Wenn die von Johnson bei Piper und Heckeria gemachten Beobachtungen sich bestätigen sollten, so würde die Reihe der Piperales allein alle Abstufungen der Endospermformen umfassen. Doch ist eine Nachprüfung dieser Befunde dringend notwendig. Es scheint sehr wahrscheinlich, daß die Endospermverhältnisse bei den Piperales viel einfacher sind, als sie sich den Deutungen Johnson's zufolge darstellen. Sollten sich diese Deutungen jedoch trotzdem bestätigen, so liegt noch die Frage offen, in welchem Sinne die Entwicklung des Endosperms innerhalb der Piperales erfolgt, ob das nucleare Endosperm ursprünglich, das zellulare abgeleitet ist oder umgekehrt. Dies kann nur der Vergleich mit anderen Merkmalen ergeben.

Eine zweite, zellulares Endosperm aufweisende Reihe der Monochlamydeae, die Santalales, schließen sich in den Loranthaceae und Santalaceae an die anderen genannten Monochlamydeae und die Proteales, was die Ausbildung eines langen, schlauchförmigen Embryosackes betrifft, an. Diese beiden Familien erscheinen jedoch selbst keineswegs einheitlich. Während die Myzodendraceae nucleares Endosperm und einen langgestreckten Embryosack aufweisen, ist derselbe bei der Balanophoraceae sehr kurz und bringt zellulares Endosperm zur Entwicklung, dessen erste Teilungswand eine wechselnde, vertikal oder horizontal verlaufende Orientierung aufweist. Bei den Cynomoriaceae ist ebenfalls zellulares Endosperm beobachtet worden, dessen erste Zellwand wahrscheinlich horizontal verläuft. Sowohl die Santalaceae als auch die Loranthaceae sind durch Ausbildung eines zweikammerigen Embryosackes ausgezeichnet. Von diesen Zellkammern entwickeln bei Viscum beide, bei Santalum und Osyris nur die obere, bei Loranthus nur die untere Endosperm, während die endospermfreie Kammer dieser Formen zu einem Haustorium auswächst. Aus dieser Zusammenstellung ist zu ersehen, daß die Santalales bezüglich der hier behandelten Merkmale sehr verschieden-

artige Verhältnisse aufweisen, deren klare Beziehung zueinander jedoch erst auf Grund eingehender weiterer Untersuchungen festgestellt werden kann.

Ein Vergleich der ganzen Monochlamydeen zeigt, wie hier darzulegen versucht wurde, daß die auch auf Grund anderer Merkmale zusammengehörigen Reihen, die Verticillatae, Fagales, Leitneriales, Salicales, Centrospermae, Proteales, Urticales und Hamamelidales, soweit Befunde zugänglich waren, was die Art der Entwicklung des Endosperms und die haustorielle Streckung der Makrospore anlangt, übereinstimmen, während zwei andere Reihen, deren Zugehörigkeit auch auf Grund anderer Merkmale fraglich ist, die Salicales und Piperales, sich auffallend von ihnen unterscheiden.

Die ***Dialypetaleae*** *erscheinen, was diese Merkmale betrifft, nicht einheitlich. Die bei ihnen beschriebenen Verhältnisse verlieren jedoch dadurch ihren Charakter von Zufälligkeit, daß sich auf Grund der hier zugänglichen Befunde feststellen läßt, daß eine zellulare Kammerung des Embryosackes bloß innerhalb der von den Hamamelidales abgeleiteten Reihen auftritt und sogar häufig ist, bei den von den Tricocceae abstammenden Formen dagegen bisher scheinbar noch nie gefunden wurde.*

Die ***Polycarpicae*** *verhalten sich, was die Endospermbildung betrifft, sehr verschiedenartig, indem sie einerseits Familien mit nuclearem, wahrscheinlich stets als Wandbelag auftretendem Endosperm, wie die Ranunculaceae, Myristicaceae und Magnoliaceae aufweisen, die einer besonderen haustoriellen Ausbildung der Makrospore zu entbehren scheinen, während andrerseits Familien mit zellularem, jedoch in verschiedenen Modifikationen auftretendem Endosperm umfassen. Dieses Endosperm zerlegt den Embryosack entweder in zahlreiche Kammern gleicher Größe, wie bei den Anonaceae und Sarraceniaceae, oder in zahlreiche gegen die Chalaza an Größe zunehmende Kammern, wie bei den Ceratophyllaceae, in drei Kammern, wie bei den Nelumbonoideae, und schließlich in zwei ungleichartige Kammern, wie bei den Nymphaeoideae und Cabomboideae. Eine gleiche für die verschiedenen Gattungen in der Zahl variierende Kammerung weisen auch*

die Aristolochiaceae auf, dagegen dürfte dieselbe, so weit bisher untersucht, den Rafflesiaceae fehlen. Wenn es innerhalb dieser Kammern zu einer weiteren Endospermbildung kommt, so scheint das Nährgewebe mit Ausnahme der Cabomboideae zellular und auch bei dieser Unterfamilie nicht als Wandbelag, sondern endogen aufzutreten. Manchmal fehlt jedoch eine solche Teilung der untersten Kammer auch vollständig. Dies ist bei den Ceratophyllaceen der Fall, wo dieselbe gegenüber den anderen Kammern nur eine schwache Größenzunahme zeigt; das gleiche findet sich auch bei den Nymphaeoideae und Cabomboideae, wo sie zu einem von Victoria regia bis zu Cabomba an Größe zunehmenden, ursprünglich keil-, später hantelförmigen Haustorium auswächst. Innerhalb der Polycarpicae scheint daher diesem Merkmalkomplex eine phylogenetische Bedeutung zuzukommen, jedoch nicht in dem Sinne, daß die gleiche Ausbildungsweise unbedingt auf eine Verwandtschaft deuten muß, da es auch in verschiedenen Entwicklungsrichtungen zu dem gleichen Resultat kommen kann. Das Merkmal wird nur ausreichen, um einen Hinweis in bestimmte Richtung zu geben oder Vermutungen zu bestätigen. So würde sich auf Grund dessen von den Anonaceae über die Ceratophylleacae zu den Nelumbonoideae einerseits, den Nymphaeoideae und Cabomboideae andrerseits, eine Entwicklungsreihe konstruieren lassen, die sich in der Reduktion der Anzahl von Kammern, in dem Unterbleiben der Teilung in der untersten, an Größe zunehmenden Kammer und auch in einer schließlich zu nuclearem Endosperm führenden Reduktion dieses Gewebes in der oberen Kammer ausspricht. Jedenfalls aber bedarf diese Vermutung der Bestätigung auf Grund anderer embryologischer oder morphologischer Verhältnisse.

Während die den Polycarpicae angeschlossenen ***Rhoeadales,*** *soweit Befunde festgestellt werden konnten, stets nucleares Endosperm und nur bei Hypecoum und Capsellea eine haustorielle Vergrößerung des Suspensors aufweisen, bilden unter den Parietales die Loasaceae und Droseraceae eine zellulare Kammerung des Embryosackes aus. Die* ***Rosales*** *schließen sich in dieser Hinsicht den Polycarpicae eng an,*

da einzelne ihrer Vertreter wie z. B. Sempervivum gleichfalls eine zweikammerige Makrospore besitzen, deren untere Kammer zu einem mächtigen Haustorium heranwächst, während die obere allein nucleares, aber nicht als Wandbelag auftretendes Endosperm ausbildet. Hinsichtlich der Entwicklung dieses Gewebes findet sowohl innerhalb der Crassulaceae selbst, als auch innerhalb der Saxifragaceae eine Reduktion statt. Unter den Formen der letztgenannten Familie schließt sich Saxifraga unmittelbar an Sempervivum, respektive Bryophyllum an, indem auch hier eine zweikammerige Makrospore gebildet wird, unterscheidet sich aber von ihnen dadurch, daß der untere Teil mehrere, wenn auch nur wenige Nahrungsstoff speichernde Zellen entwickelt, während die obere einen nuclearen Wandbelag aufweist. Saxifraga dürfte daher gegenüber den Nymphaeaceae, respektive Sempervivum in doppelter Hinsicht, sowohl durch die Ausbildung dieses Wandbelags als auch durch die Reduktion des Haustoriums als abgeleitet erscheinen.

Die anderen Saxifragaceae weisen, so weit bisher untersucht, bereits nucleares Endosperm als Wandbelag und einen manchmal kurzen Embryosack auf. Diesen Formen lassen sich die Podostemonaceae anschließen, bei welchen überhaupt kein Endosperm mehr zur Entwicklung gelangt und der Embryosack nur eine außerordentlich geringe Größe aufweist. Die Beziehung dieser Reihen drückt sich auch in der Ausbildung des Suspensors aus, der bei manchen Crassulaceae zu einem mächtigen Haustorium heranwächst, bei einigen Saxifragaceae und Podostemonaceae eine blasenförmige terminale Zelle aufweist.

Die beiden anderen großen Familien der Rosales stimmen in dem ausschließlichen Vorkommen von nuclearem, scheinbar stets als Wandbelag auftretendem Endosperm und in der haustoriellen Streckung der Makrospore überein, die innerhalb der Rosaceae bei den Pruneae, innerhalb der Leguminosae bei der Gattung Phaseolus die stärkste haustorielle Differenzierung zeigt. Was die Ausbildung des Suspensors betrifft, verhalten sich diese beiden Familien jedoch verschieden, indem derselbe bei den Rosaceae, wenn überhaupt vorhanden, so nur in außerordentlich

geringer Größe auftritt, innerhalb der Leguminosae aber eine Weiterentwicklung erfährt, indem er den Mimoseae noch vollkommen fehlt, bei den Caesalpinioideae noch schwach, bei den abgeleiteten Formen der Papilionatae dagegen außerordentlich stark und verschiedenartig ausgebildet ist. Unter den abgeleitetsten Papilionatae wieder erscheinen die Vicieae und Phaseoleae, was die Ausbildung dieses Suspensors betrifft, als extreme Gegensätze, da die ersteren einen gewaltigen, vierzelligen, zahlreiche Kerne führenden, die letzteren einen aus zahlreichen einkernigen Zellen gebildeten Suspensor aufweisen.

Die den Rosales angeschlossene Reihe der **Myrtales** *erscheint bezüglich des hier behandelten Merkmales ebenfalls nicht einheitlich, indem sie Familien mit gekammerter Makrospore wie die Gunneraceae und Hippuridaceae und andrerseits solche mit ausschließlich nuclearer Endospermbildung wie die Penaeaceae, Thymelaeaceae und Onagraceae umfassen.*

Aus dieser Übersicht ist zu ersehen, daß innerhalb der von den Hamamelidales abgeleiteten Dialypetaleae eine zellulare Kammerung außerordentlich häufig, bisher eigentlich bei allen mit Ausnahme der Rhoeadales festgestellt wurde. Für die **Guttiferales** *konnten diesbezügliche Angaben nicht gefunden werden.*

Ganz anders erscheinen die Verhältnisse dagegen bei den von den **Tricoccae** *abgeleiteten Dialypetaleae. So weit die Literatureinsicht reicht, wurde bisher noch in keinem Falle eine gekammerte Maskrospore oder auch nur zellulares Endosperm beschrieben. So ist für die Columniferae ebenso wie für die Gruinales bisher ausschließlich nucleares Endosperm und innerhalb der letztgenannten Familie eine Weiterentwicklung des Suspensors zu einem mächtigen Haustorium als charakteristisches Merkmal festgestellt worden. Bei den Therebinthales wurde gleichfalls nur nucleares Endosperm mit spät auftretender Wandbildung beobachtet. Die gleiche Form der Endospermentwicklung scheint sich ferner auch bei den Umbelliflorae zu finden.*

Diese Zusammenstellung zeigt wohl zur Genüge, daß zwischen den beiden Gruppen der Dialypetalae, was das hier

behandelte Merkmal betrifft, insofern ein bedeutender Unterschied besteht, als nur die von den Hamamelidales abgeleiteten Reihen einen gekammerten Embryosack aufweisen.

Der gleiche Gegensatz tritt auch innerhalb der Dialypetaleae auf, bei welchen ebenfalls nur die den Hamamelidales indirekt angeschlossenen Reihen einen gekammerten Embryosack zur Ausbildung bringen, obwohl diese Entwicklung bei ihnen vielleicht im allgemeinen seltener sein dürfte als bei ihren Vorläufern. So ist für die **Synandrae** *bisher nur nucleares Endosperm, aber schnelle Wandbildung und das häufige Auftreten von endospermalen Mikropylarhaustorien beschrieben worden. Innerhalb dieser Reihe weisen auch die Stylidiaceae nucleares Endosperm auf, dessen Anordnung aber auf eine Abstammung von Formen mit gekammertem Embryosack schließen läßt. Dagegen sind unter den Bicornes die Pirolaceae und einzelne Andromedeen durch die Entwicklung zellularen Endosperms ausgezeichnet, während die anderen Formen durch nucleare Gewebebildung und Makrosporenhaustorien charakterisiert sind. Während die wenigen bisher untersuchten* **Primulales** *nucleares Endosperm entwickeln, findet sich innerhalb der* **Tubiflorae** *in dieser Hinsicht wieder die größte Mannigfaltigkeit. Diese Reihe umfaßt einerseits Familien mit gleichmäßig gekammerter Makrospore wie die Solanaceae, andrerseits solche mit verschiedenartiger Differenzierung dieser Kammern und auch Familien mit nuclearer Endospermbildung. Die hier behandelten Verhältnisse würden vielleicht nicht so sehr für eine Anknüpfung dieser Reihe, respektive ihrer ursprünglichen Familien an die Rosales, als für eine Verbindung derselben mit den Polycarpicae sprechen, welche ebenso wie die Solanaceae eine strickleiterartig gekammerte Makrospore aufweisen, da eine Reduktion des Haustoriums bei den Solanaceae und eine sekundäre Wiederentwicklung schwer anzunehmen ist. Auf Grund dieses Merkmalkomplexes innerhalb der Tubiflorae selbst Beziehungen herstellen zu wollen, erscheint schon in Anbetracht vieler Unklarheiten und Lücken des Materials außerordentlich schwierig. Es soll nur auf die vermutliche Übereinstimmung der Gesneriaceae, Plantaginaceae, Pedaliaceae*

und Orobanchaceae mit den Scrophulariaceae hingewiesen werden.

Eine sehr große Ähnlichkeit untereinander in der Ausbildung dieser Merkmale zeigen ferner die Labiatae, Bignoniaceae und Acanthaceae, deren Ableitung von den Scrophulariaceae durch die Labiatae als Zwischenglied, was die hier behandelten Eigenschaften betrifft, leicht möglich erscheint. Über die Stellung der Utricularieae und Myoporaceae kann nichts weiter ausgesagt werden; diese beiden Familien sind in gleicher Weise durch die Ausbildung von nuclearem Endosperm und einer an beiden Enden haustoriell wirkenden Makrospore als abgeleitete Formen charakterisiert. Für die Polemoniaceae, Hydrophyllaceae und Borraginaceae, auf deren Zusammengehörigkeit hingewiesen wurde, war ein konsequenter Vergleich nicht möglich. Im Gegensatz zu den Tubiflorae, welche bezüglich der hier behandelten Merkmale sehr verschiedenartige Verhältnisse zeigen, jedoch durch das häufige Auftreten von zellularer Kammerung und Haustorienbildung charakterisiert sind, wurde bei den von ihnen abgeleiteten **Contortae** *bisher ausschließlich nucleares Endosperm festgestellt.*

Während bei den von den Hamamelidales indirekt abstammenden Sympetalae, wie aus dieser Übersicht zu ersehen ist, eine endospermale Kammerung sehr häufig auftritt, fehlt dieselbe der zweiten Sympetalengruppe vollständig. Die Reihe der **Diospyrales** *und* **Ligustrales** *konnte wegen mangelnder Befunde in den Vergleich nicht einbezogen werden, dagegen ist unter den Convolvulaceae für Cuscuta bereits häufig auf das Vorkommen von nuclearem Endosperm hingewiesen worden.*

Unter den Rubiales wurde bei den meisten **Rubiaceae** *ein nuclearer Wandbelag festgestellt, wie er auch bei den Dipsaceae aufzutreten scheint. Bei den Galieae dagegen tritt das Endosperm Hegelmaier's endogenem Typus entsprechend auf und erscheint in dem schmalen Embryosack von Sambucus, der einzigen Caprifoliaceae, über deren diesbezügliches Verhalten feste Angaben vorliegen, in Form von mehreren*

serialen Kernen. Für die vielfach hierher gestellte Gattung Adoxa finden Untersuchungen Lagerbergs, der zwar keine unmittelbare Wandbildung, aber das Auftreten einer mit der Kernteilung gleichzeitigen Plasmateilung beobachtete, was eine auffallend hohe Organisation dieses nuclearen Endosperms bezeichnen dürfte. Die Galieae sind durch die haustorielle Ausbildung der Antipoden und durch das mächtige Suspensorhaustorium gegenüber den anderen Rubiaceae charakterisiert, bei welchen diese Bildung fehlt oder nur schwach angedeutet erscheint.

Aus dieser Darstellung ist zu ersehen, daß diese Sympetalae, soweit die ungleich verteilten, bisher aber allerdings noch seltenen Befunde reichen, nucleares Endosperm aufweisen, welches innerhalb der Caprifoliaceae, wenn sich die Stellung von Adoxa bestätigt, eine hohe Entwicklung erreicht. Gekammerter Embryosack ist bei ihnen, soweit die Literatureinsicht reicht, bisher noch nicht festgestellt worden.

Den Polycarpicae wurden auch die ***Helobieae*** *angeschlossen, die in ihren als ursprünglich erklärten Formen mit den Nymphaeoideae, respektive vor allem mit den Cabomboideae in der Zweikammerung der Makrospore übereinstimmen, deren obere Kammer das nucleare Endosperm liefert, während die untere zu einem Haustorium heranwächst. In dieser Hinsicht schließen sich die Alismataceae den Cabomboideae vollkommen an, da diese ebenfalls noch eine zweikammerige Makrospore zur Ausbildung bringen, deren untere Kammer zu einem Haustorium auswächst. An Vallisneria läßt sich ebenso wie auf Grund anderer Merkmale, so auch durch die Kammerung, Elodea und die Gattung Butomus angliedern, während Enalus durch die Ausbildung nuclearen Endosperms als abgeleitet erscheint. An die Alismataceae wurden in anderer Richtung fernerhin auch die Scheuchzeriaceae angeschlossen, von denen Scheuchzeria selbst noch eine Kammerung der Makrospore aufweist, während Lilaea und Triglochin nur mehr nucleares Endosperm zur Ausbildung bringen. An Lilaea wurde wieder Potamogeton angereiht; der hier betrachtete Merkmalkomplex ließe jedoch eine nähere Angliederung dieser Gattung an die Alismataceae,*

respektive Scheuchzeria wahrscheinlich erscheinen. Wenn ein Vergleich der morphologischen Merkmale diese Angliederung zuläßt, so würde die Endospermreduktion in gerader Linie, sonst aber, was weniger wahrscheinlich ist, im Zickzack erfolgen. An die nucleares Endosperm führenden Potamogetonarten dürfte sich, auch den anatomischen Verhältnissen entsprechend, Elodea, den mit gekammerten Endosperm ausgestatteten Arten, Ruppia und an diese Gattung Zannichelia und Najas anschließen lassen, deren Endospermreduktion sich nur in dem Ausfall der Querwand ausdrückt.

Für die ganzen Helobieae ist daher eine Reduktion des Endosperms charakteristisch, die zuerst in einer Verminderung der Differenzierung zwischen den beiden Kammern, dann in der Unterdrückung der Kammerung selbst und endlich in der Abnahme der Zellwandbildung überhaupt zum Ausdruck kommt.

Die ***Liliiflorae*** *scheinen sich auf Grund des hier behandelten Merkmalkomplexes in zwei Gruppen zu trennen. Die eine von diesen, aus den Burmanniaceae, Bromeliaceae und Pontederiaceae gebildete, könnte sich den Cabomboideae oder eventuell den Nymphaeoideae, respektive den ursprünglichen Helobieae unmittelbar angliedern, indem sie eine Kammerung der Makrospore und in der oberen Kammer nucleare Endospermbildung aufweisen. Was die untere Kammer betrifft, so stellt sie eine gerade Entwicklungsreihe dar, da die Burmanniaceae in Burmannia Championi, wie manche Nymphaeaceae, ohne jede Teilungsvorgänge eine Weiterentwicklung derselben zu einem Haustorium, bei anderen nur eine Teilung der Kerne, endlich eine Teilung der ganzen Kammer zeigen, während bei den Pontederiaceae aus der unteren Kammer bereits nucleares, bei den Bromeliaceae zellulares Endosperm hervorgeht. In dieser Reihe läßt sich daher im Gegensatz zu den Helobieae eine sekundäre Weiterentwicklung des Endosperms beobachten. Die andern Liliiflorae scheinen dagegen nucleares Endosperm aufzuweisen, dessen merkwürdige Anordnung bei der Juncaceae vielleicht noch auf eine ursprüngliche Kammerung deuten dürfte.*

Die von den Liliiflorae abgeleiteten Glumiflorae weisen ebenso wie die ihnen angegliederten Scitamineae nur mehr nucleares Endosperm auf. Die von diesen abstammenden Orichidaceae bringen ihrer abgeleiteten Stellung entsprechend, nur bei einer einzigen Form nucleares, sonst überhaupt kein Endosperm mehr zur Ausbildung. So dürfte sich in der zweiten Gruppe der Liliiflorae ebenso wie bei ihren Abkömmlingen eine allgemeine Reduktion des Nährgewebes zeigen.

Unter den ***Spadiciflorae*** *schließen sich die Araceae, was das hier betrachtete Merkmal betrifft, den Nymphaeaceae, respektive den ursprünglichen Helobieae an, da sie gleichfalls in manchen Vertretern eine Kammerung der Makrospore mit nuclearer Endospermbildung der oberen Kammer, in Pothos sogar eine haustorielle Weiterentwicklung der unteren Kammer aufweisen. An solche Formen dürften sich die Spadiciflorae einerseits, die Lemnaceae andrerseits anschließen, welch letztere die den Embryosack kammernde Querwand vielleicht nicht mehr zur Ausbildung bringen, aber noch eine deutliche Differenzierung des Endosperms zeigen. Einige Araceae und die ganzen Palmae dürften bereits eine weitere Reduktion des Nährgewebes zu nuclearem Endosperm aufweisen. Die auf Grund anderer Merkmale bereits vielfach angedeutete Beziehung zwischen den Araceae und Piperaceae kommt auch in der ungewöhnlichen Mannigfaltigkeit ihrer Endospermverhältnisse zum Ausdruck.*

Aus dieser Übersicht ist zu ersehen, daß die Monokotyletonen bezüglich der Endosperm- und Haustorialentwicklung sehr verschiedenartige Verhältnisse zeigen, daß diese Merkmale jedoch auch hier vielfach zur Charakterisierung der Verwandtschaftsbeziehung dienen können.

Wenn auf diese Weise der Versuch gemacht wurde, die Art der Endosperm-, respektive Haustorienbildung mit der systematischen Stellung der Formen in Beziehung zu bringen, so kann dies aus verschiedenen Gründen nur unter allergrößtem Vorbehalt geschehen. Vor allem deshalb, weil das hier zugrunde gelegte Material, wie oft betont, noch keineswegs der ganzen diesbezüglichen embryologischen Literatur

entnommen wurde und gewiß zum Teil infolge dieser Einschränkung, ebenso aber auch wegen Lückenhaftigkeit dieser Literatur selbst, noch nicht so reichlich ist, wie es für eine derartige Untersuchung wünschenswert wäre. Aus diesem Grunde konnten einerseits einzelne Reihen, wie die *Myricales* und *Diospyrales* überhaupt nicht in den Vergleich einbezogen werden und mußten andrerseits für eine große Zahl anderer Reihen, deren Familien nicht konsequent untersucht sind, vorläufige Verallgemeinerungen ausgesprochen werden, die erst einer Ergänzung und Nachprüfung bedürfen. Trotzdem dürfte die Menge der hier verwerteten Befunde wohl schon genügen, um diesen Versuch berechtigt erscheinen zu lassen und dies umsomehr, als die Schlußfolgerungen infolge der leichten Kontrolle der Fehlerquellen einer Korrektur, respektive einer Ergänzung leicht zugeführt werden können.

Der Haupteinwand gegen eine allzu bestimmte Schlußfolgerung ist jedoch rein prinzipieller Natur. Es ist selbstverständlich ganz unmöglich, auf Grund von Einzelmerkmalen bei Behandlung phylogenetischer Fragen auch nur zu einigermaßen befriedigenden Resultaten zu gelangen, dies kann nur durch Verwertung eines möglichst umfassenden Merkmalkomplexes erreicht werden. Diese Tatsache findet ihre Erklärung vor allem darin, daß die Entwicklung der meisten Merkmale nicht in gerader Linie, sondern im Zickzack verläuft. Es ist daher notwendig, den Sinn ihrer Bewegung in jedem einzelnen Punkte an einer Summe anderer Merkmale zu kontrollieren. Die Betrachtung jedes einzelnen Merkmales für sich allein würde sonst in vielen Fällen die verschiedensten Kombinationen möglich erscheinen lassen. Es ist zwar stets, bei Zugrundelegung weniger Merkmale jedoch doppelt notwendig, die Resultate anderer Disziplinen herbeizuziehen. Dies hat natürlich seine Gefahren, die umso größer sind, je geringer der eigene Merkmalkomplex ist. Trotz dieses allgemeinen Einwandes schien es geboten, die bisherigen Resultate bereits zu veröffentlichen, umsomehr, als sie in anderem Zusammenhange eine gründliche Nachprüfung erfahren sollen.

Trotzdem die auf Grund dieses Vergleiches gezogenen Schlußfolgerungen aus den genannten Gründen nur einen

provisorischen Wert haben, dürfte diese Untersuchung doch bereits die Behauptung bestätigen, daß Endosperm und Haustorialverhältnisse ein wichtiges Merkmal für phylogenetische Zwecke bilden.

Es sei mir zum Schluß noch gestattet, der hohen kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien für die Verleihung eines Stipendiums zur Durchführung der vorliegenden und mehrerer weiterer Untersuchungen zu danken. Ich ergreife ferner auch die Gelegenheit, Herrn Professor Dr. S. Murbeck in Lund für die Überlassung zahlreicher wichtiger Literatur und Herrn Dr. W. Himmelbauer in Wien für die Einsichtnahme in einige mir schwer zugängliche Arbeiten meinen Dank auszusprechen.

Übersicht über die Verteilung der verschiedenen Formen von Endosperm und Haustorien bei den Angiospermen.

Dicotyledones.

A. Monochlamydeae.

Ordnung	Familie	Endosperm	Bemerkungen
Verticillatae		Nu. E.	*Caecum* (Juel, Frye).
Fagales		Nu. E.	*Caecum* (Benson, Nawaschin).
Juglandales	*(Leitneriaceae)*	Nu. E.	Sehr langer E. S. (Pfeiffer).
Salicales		Nu. E.	*Caecum* (Chamberlain).
Urticales		Nu. E., M.	(Modilewsky).
Santalales	*Santalaceae*	Z. E., E. H.	(Guignard).
	Myzodendraceae	Nu. E.. M.	(Johnson).
	Loranthaceae	Z. E.	(Treub, Hofmeister).
	Balanophoraceae	Z. E.	E. S. sehr kurz. (Lotsy, Chodat und Bernard, Treub, Hofmeister).
	Cynomoriaceae	Z. E., H 0.	(Hofmeister, Juel).
Polygonales		Nu. E.	E. S. sehr lang. (Stevens).
Piperales	*Piperaceae*	Z. E., H. 0 N. E.	(Johnson, Lotsy, Campbell).
	Saururaceae	Z. E., E. H.	(Johnson).
	Chloranthaceae	Nu. E.	(Johnson).
	Lacistemonaceae	Nu. E.	(Johnson).

Erklärung der Abkürzungen:

Nu. E. = Nucleares Endosperm.
Z. E. = Zellulares Endosperm.
H. = Haustorium.
M. = Makrosporenhaustorium.
E. H. = Endospermhaustorium,
Su. H. = Suspensorhaustorium.
E. S. = Embryosack.
0 = nicht vorhanden.
Sy. H. = Synergiden-Haustorium.

In den Klammern nur Angabe einzelner wichtiger Autoren.

Ordnung	Familie		Endosperm	Autoren
Hamamelidales			Nu. E., H. 0	(Shoemaker).
Tricoccae			Nu. E., H. 0	(Modilewsky, Hegelmaier)
Centrospermae	*Chenopodiaceae*		Nu. E., M.	(Hegelmaier).
	Phytolaccaceae		Nu. E., M.	(Lewis).
	Nyctaginaceae		Nu. E., M.	(Hegelmaier).
	Cactaceae		Nu. E., H. 0	(D'Hubert).
	Portulacaceae		Nu. E., M.	(Cook).
	Caryophyllaceae		Nu. E., M.	(Gibbs, Cook, Hegelmaier).

B. Dialypetaleae.

Ordnung	Familie		Endosperm	Autoren
Polycarpicae	*Magnoliaceae*		Nu. E.	(Strasburger).
	Myristicaceae		Nu. E.	(Voigt).
	Anonaceae		Z. E.	(Nicolasi Roncati, Voigt, Herms).
	Aristolochiaceae		Z. E.	(Hofmeister).
	Rafflesiaceae	*Cytinus*	Z. E. *Pilostyles* Nu. E.	(Hofmeister, Bernard, Endriss, Ernst und Schmid).
		Rafflesia	Nu. E.	
	Ranunculaceae		Nu. E.	(Hegelmaier, Overton, Riddle, Guignard).
	Nymphaeaceae	*Nelumbonoideae*	Z. E. H. 0	(Cook, Weberbauer, Lyon).
		Nymphaeoideae	Z. E. (rein zellular) E. H.	
		Cabomboideae	Z. E. (oben nuclear) E. H.	
	Ceratophyllaceae		Z. E. schwaches E. H.	(Strasburger, Hofmeister).
	Sarraceniaceae		Z. E. E. S. lang	(Shreeve).

Ordnung	Familie		
Rhoeadales	*Papaveraceae*	Nu. E.	(Guignard, Tischler).
	Cruciferae	Nu. Su. oft sehr stark.	(Schaffner, Riddle, Guignard).
	Resedaceae	Nu. E.	
Parietales	*Droseraceae*	Z. E.	(Hofmeister).
	Violaceae	Nu. E.	(Bliss).
	Passifloraceae	Nu. E.	(Hofmeister).
	Loacaceae	Z. E.	(Hofmeister).
	Daliscaceae	Nu. E.	(Himmelbauer).
Guttiferales ?			
Columniferae	*Malvaceae* Nu. E.		(Soltwedel).
Gruinales	*Linaceae*	Nu. E., M.	(Hegelmaier, Guignard, Hofmeister, Billings).
	Oxalidaceae	Nu. E. Andeutung eines Su. H.	(Hammond, Billings).
	Geraniaceae	Nu. E. Su. sehr lang.	(Billings.)
	Tropaeolaceae	Nu. E., Su. H.	(Leidicke, Wóycicki).
	Balsaminaceae	Nu. E., Su. H.	(Longo).
Terebinthales	*Hippocastanaceae*	Nu. E. Wandbelag, H. O.	(Guérin).
	Aceraceae	Nu. E. » »	(Guérin).
	Melianthaceae	Nu. E. » »	(Guérin).
	Sapindaceae	Nu. E. » »	(Guérin).
	Polygalaceae	Nu. E. » »	(Schadowsky, Reiser).
	Rutaceae	Nu. E. » »	

Ordnung	Familie	Endosperm	Gattungen	Autoren
Celastrales	*Staphyleaceae*	Nu. E.		(Riddle, Guérin).
	Celastraceae	Nu. E.		(Billings).
Rhamnales ?				
Rosales	*Crassulaceae*	Z. E.	*Sempervivum, Bryophyllum, Sedum*	E. H., S. u. H. (Autor).
		Nu. E.	*Crassula*	(Rombach, Koch).
	Saxifragaceae	Z. E.	*Saxifraga*	E. H. (Elst, Juel, Pace, Göbel).
		Nu. E.		
	Podoslemonaceae	E. 0, Su. H.		(Went, Wettstein).
	Rosaceae	Nu. E., M.		(Péchoutre, Went, Webb).
	Leguminosae	Nu. E., M., Su. 0. Su ± H.		(Guignard, De Bruyne, Strasburger, Hegelmaier, Tulasne).
Myrtales	*Penaeaceae*	Nu. E.		(Stephens).
	Thymelaeaceae	Nu. E.		(Winkler, Strasburger).
	Onagraceae	Nu. E.		(Geerts, Modilewsky).
	Gunneraceae	Z. E.		(Schnegg, Modilewsky).
	Hippuridaceae	Z. E.		(Juel).
Umbelliflorae	*Araliaceae*	Nu. E.		(Ducamp).
	Umbelliferae	Nu. E.		(Cammerloher).

C. Sympetaleae.

Plumbaginales		Nu. E.	(Soltwedel).
Bicornes	*Clethraceae*	Nu. E. M.	(Artopoeus, Peltrisot).
	Pirolaceae	Z. E., E. H.	(Koch, Oliver, Shibala).
	Ericaceae	Nu. E., Z. E., M.	(Artopoeus, Peltrisot, Hofmeister)
	Epacridaceae	Nu. E., M.	(Artopoeus).
Primulales		Nu. E.	(Jaensch)
Diospyrales		? Nu. E.	(Hague).
Convolvulales		Nu. E.	
Tubiflorae			
	Polemoniaceae	Nu. E. M.	(Balicka-I., Billings).
	Hydrophyllaceae	Nu. E.	(Billings).
	Borraginaceae	Nu. E.	(Hofmeister, Tulasne).
	Scrophulariaceae	Z. E., E. H.	(Balicka, Schmid, Wurdinger).
	Verbenaceae	?E. H.	(Smith, Treub).
	Solanaceae	Z. E.	(Guignard).
	Orobanchaceae	Z. E. schwaches E. H.	(Koch, Bernard, Worsdell).
	Lentibulariaceae	Nu. E. M.	(Lang, Merz).
	Gesneriaceae	Z. E., E. H.?	(Balicka, Cook).
	Bignoniaceae	?Z. E.	(Hofmeister).
	Pedaliaceae	?Z. E.	(Balicka, Oliver).
	Acanthaceae	?Z. E.	(Hofmeister).
	Labiatae	Z. E., E. H.?	(Sharp, Tulasne).

	Globulariaceae	Z. E., E. H.	(Balicka).
	Myoporaceae	Nu. Es. lang	(Billings).
	Plantaginaceae	Z. E.? E. H.?	(Balicka).
Contortae			
	Gentianaceae	Nu. E.	(Guérin).
	Apocynaceae	?Nu. E.	(Billings).
	Asclepiadaceae	Nu. E.	(Dop, Frye).
Ligustrales ?			
Rubiales			
	Rubiaceae	Nu. E., Ant. H.	(Lloyd).
	Caprifoliaceae	Nu. E.	(Lagerberg, Eichinger).
	Dipsaceae	?Nu. E.	(Balicka).
Synandrae			
	Cucurbitaceae	Nu. E., M.?	(Tillman).
	Campanulaceae	Nu. E. { M. / E. H. }?	(Barnes, Balicka).
	Lobeliaceae	Nu. E., E. H.	(Billings).
	Goodeniaceae	? E. H.	(Billings).
	Stylidiaceae	Nu. E., M.	(Burns).
	Compositae	Nu. E.	(Merell, Eichler, Land, Mottier).

Monocotyledones.

Ordnung	Familie		
Helobiae			
	Alismataceae	Z. E., E. H.	(Schaffner, Cook). Su. H.
	Butomaceae	Z. E., H. 0, Su. u. H.	(Hall).
	Hydrocharitaceae	Nu. E.	*Enalus* (Svedelius).
		Su. H., Z. E.	*Vallisneria* E. H. (Burr).
		?Z. E.	*Elodea* (Wylie).
	Scheuchzeriaceae	Nu. E.	(Hill, Campbell).
		Su. H., Z. E.?	*Scheuchzeria palustris* (Hofmeister).
	Potamogetonaceae	Nu. E.	*Zostera, Potamogeton natans* (Rosenberg, Holferty, Cook).
		Su. H., Z. E.	*Ruppia, Potamogeton foliosus* (Murbeck).
	Najadaceae	Su. H., Z. E., H. 0	*Najas, Zannichelia* (Campbell).
	Triuridaceae	Nu. Z.	(Wirz).
Liliiflorae			
	Liliaceae	Nu. E.	(Furlani, Ernst, Reed, Schaffner, Coulter).
	Pontederiaceae	Z. E. in der oberen Kammer später N. E.	(Coker, Smith).
	Juncaceae	Nu. E.	(Laurent).
	Bromeliaceae	Z. E. (rein zellular)	(Billings).
	Amaryllidaceae	?	(Hofmeister).
	Burmanniaceae	Z. E. in der oberen Kammer (N. E.) E. H.	(Ernst, Meyer, Johow, Ernst und Bernard).
	Iridaceae	Nu. E.	(Ferraris).

Enantioblastae

Eriocaulaceae / *Commelinaceae* } Nu. E. (Smith).

Glumiflorae Nu. E. (Cannon, Guignard, Körnicke, Golinsky, Tannert).

Scitamineae Nu. E. (Humphrey).

Gynandrae { 0 Su. H. / Nu. E. } (Leavitt, Pace, Nawaschin, Treub, Brown und Sharp, Brown, Sharp).

Spadiciflorae

Palmae Nu. E. (Voigt).

Sparganiaceae Nu. E. (Campbell).

Araceae {
- Nu. E. { *Symplocarpus* (Rosendahl, Gow, Campbell). / *Dieffenbachia* / *Arisaema.*
- Z. E. { *Pothos, Pistia, Calla, Arum* E. H. / *Anthurium, Nephthytis, Aglaonema, Spathicarpa.*

Lemnaceae Nu. E. (Caldwell.)

Gegenüberstellung der Formen mit nuclearer und zellularer Endospermbildung.

Dicotyledones.

A. Monochlamydeae.

Nu. E.	Z. E.
Caecum vorhanden	*Piperales* E. H. bei *Saururaceae.*
Verticillatae	*Santalales* H.
Fagales	
Juglandales	
Salicales	
Polygonales	
? *Piperales*	
Caecum 0?	
Hamamelidales	
Tricoccae.	

B. Dialypetaleae.

Nu. E.	Z. E.
Polycarpicae	**Polycarpicae**
Magnoliaceae	*Anonaceae*
Myristicaceae	*Aristolochiaceae*
Ranunculaceae	*Rafflesiaceae*
Rafflesiaceae	*Nymphaeaceae* E. H.
	Ceratophyllaceae E. H.
	Sarraceniaceae

Rhoeadales					
Parietales			**Parietales**		
	Violaceae			*Droseraceae*	
	Passifloraceae			*Loasaceae*	
	Daliscaceae				
Columniferae					
Gruinales	*Linaceae*	M.			
	Oxalidaceae	Su. H. (Oxalidaceae–Balsaminaceae)			
	Tropaeolaceae				
	Balsaminaceae				
Terebinthales					
Celastrales					
Rosales			**Rosales**		
	Crassulaceae			*Crassulaceae*	E. H., Su. H.
	Saxifragaceae			*Saxifragaceae*	Sy. H.?
	Rosaceae	M.			
	Leguminosae	M.			
Myrtales			**Myrtales**		
	Penaeaceae			*Gunneraceae*	
	Thymelaeaceae			*Hippuridaceae*	
	Onagraceae				
Umbelliflorae					
	Araliaceae				
	Umbelliferae				

C. Sympetaleae.

Nu. E.

Ordnung	Familie	
Plumbaginales		
Bicornes	*Clethraceae*	M.
	Ericaceae	M.
	Epacridaceae	M.
Primulales		
Convolvulales		
Tubiflorae		
	Polemoniaceae	M.
	? *Hydrophyllaceae*	
	Boraginaceae	
	Lentibulariaceae	M.
	Myoporaceae	
Contortae		
Rubiales		
	Rubiaceae	Ant. H.
Synandreae		E. H. oder M., Sy. H.??

Z. E.

Ordnung	Familie	
Bicornes		
	Pirolaceae	E. H.
	Ericaceae (*Andromedeae*)	
Tubiflorae		
	Solanaceae	
	Scrophulariaceae	
	Gesneriaceae	E. H.
	Bignoniaceae	?
	Pedaliaceae	?
	Acanthaceae	?
	Labiatae	? E. H.
	Globulariaceae	E. H.
	Plantaginaceae	? E. H.
	Orobanchaceae	E. H. (schwach).
	Verbenaceae	? E. H.

Monocotyledones.

Nu. E.

Helobieae Su. H.

- *Hydrocharitaceae* Su. H.
  - *Enalus*
- *Scheuchzeriaceae* Su. H.
  - *Lilaea*
  - *Triglochin*
- *Potamogetonaceae* Su. H.
  - *Zostera*
  - *Potamogeton natans*

Liliiflorae

- *Liliaceae*
- *Juncaceae*
- *Jridaceae*

Glumiflorae

Enantioblastae

Scitamineae

Z. E.

Helobieae Su. H.

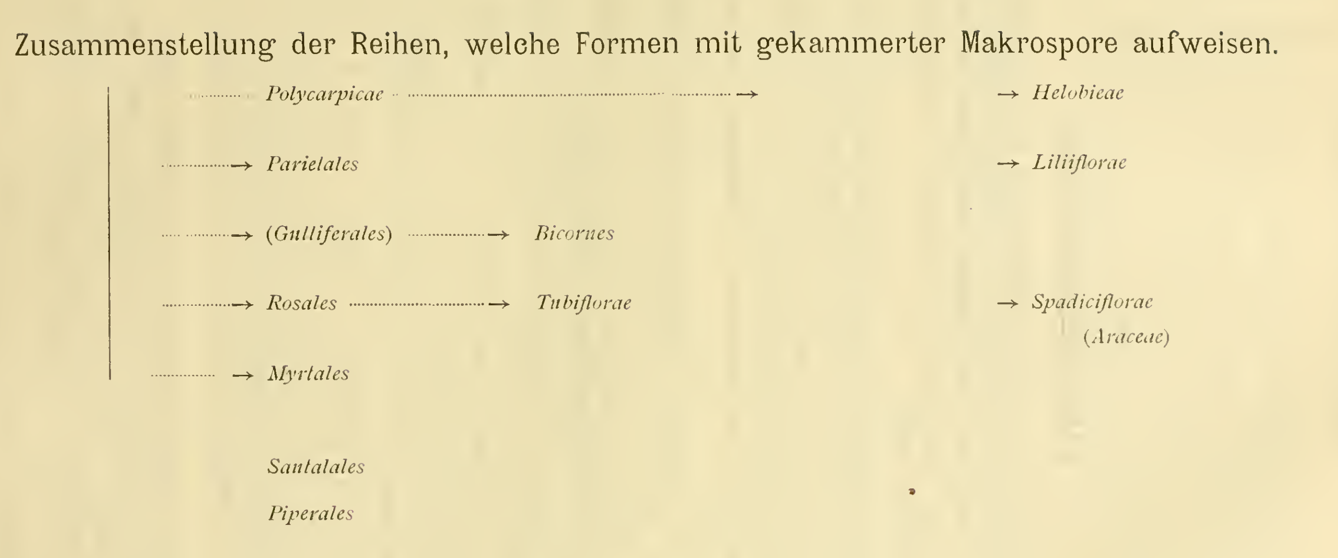
- *Hydrocharitaceae* Su. H.
  - *Valisneria* Z. E., E. H.
  - *Elodea*
- *Alismataceae* E. H., Su. H.
- *Butomaceae* Su. H.
- *Scheuchzeriaceae*
  - ? *Scheuchzeria*
- *Potamogetonaceae* Su. H.
  - *Ruppia*
  - *Potamogeton foliosus*
- *Najadaceae* } *Najas*, *Zannichelia*

Liliiflorae

- *Burmanniaceae* E. H.
- *Bromeliaceae*
- *Pontederiaceae*

Gynandrae	Su. H.					
Spadiciflorae			**Spadiciflorae**			
Palmae						
			? Sparganiaceae			
Araceae		*Dieffenbachia*	*Araceae*		*Pothos*	E. H.
		Arisaema			*Pistia, Calla, Arum*	
Lemnaceae ?					*Anthurium Nephthytis*	
					Aglaonema, Spathicarpa	
					Dieffenbachia	

Zusammenstellung der Reihen, welche Formen mit gekammerter Makrospore aufweisen.



Literaturverzeichnis.

Albanese N., Ein neuer Fall von Endotropismus des Pollenschlauchs und abnormer Embryosackentwicklung bei *Sibbaldia procumbens*. Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., mathem. natw. Klasse. 113, 1904.

Andrews F. M., Development of the Embryo-sac of Jeffersonia diphylla. Bot. Gaz., XX., 1895.

Artopoeus A., Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen der Ericaceen. Flora, 92, 1903.

Balicka-Iwanowska G., Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales. Flora, 86, 1899.

Ballantine A. J., Protea Lepidocarpon. A preliminary note. Ann. of Bot., XXIIII., 1909.

Barnes C. R., The process of Fertilization in Campanula americana. Bot. Gaz., X.. 1885.

Barthélemy A., Du développement de l'embryon dans le Nelumbium speciosum et de sa germination. Rev. Sci. Nat,, 5, 1878.

Bauch K., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und phys. Anatomie der Palmenblüte. Diss. Berlin, 1911.

Benson M., Contribution to the Embryology of the Amentiferae. Trans. Linn. Soc. III part, 10, 1894.

Bernard Ch., Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. Journ. de Bot., 17, 1903.

— und Ernst A., Embryologie von Thismia javanica. J. J. S. Ann. Jard. Bot. Buit., 2, série VIII, 1909.

— — Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* Miq und *Thismia Verstaegii*. Ann. Jard. Buit., XXIV., Vol. IX., 1911.

Billings F. H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 88, 1901.

— A Study of Tilandsia usneoides. Bot. Gaz., XXXVIII., 1904.

Bliss M. C., A Contribution to the Life-history of Viola. Ann. of Bot., XXVI., 1912.

Brown W., The Nature of the Embryology of Peperomia. Bot. Gaz., XLVI, 1908.

— The Embryosac of Habenaria. Bot. Gaz., XLVIII., 1909.

Brown W. H. und Sharp L., The Embryosac of Epipactis. Bot. Gaz., LII., 1911.

Bruyne, De C., La sac embryonnaire de Phaseolus vulgaris. Bull. d. l. Classe des Sciences de l'Acad. Roy. de Belg, 1906.

Burr H. G., The Embryology of Vallisneria spiralis. Ohio Nat., 3, 1903.

Burns G. P., Beiträge zur Kenntnis der Stilidiaceen. Flora. 87, 1900.

Caldwell O. W., On the life history of Lemna minor. Bot. Gaz., XXVII., 1899.

Cammerloher H., Studien über die Samenanlagen der Umbelliferen und Araliaceen. Österr. bot. Zeit., 1910.

Campbell D. H., A morphological Study of Najas and Zannichelia. Proc. Calif. Acad. Science III., Botany, 1, 1897.

— The Development of the flower and Embryo in Lilaea subulata. Ann of Bot. XII., 1897.

— Notes on the Structure of the Embryosac in Sparganium and Lysichiton. Bot. Gaz., XXVII., 1899.

— Die Entwicklung des Embryosackes von *Peperomia pellucida*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XVII., 1899.

— Studies on the flower and Embryo of Sparganium. Proceed. Calif. Acad. Scienc. Bot. Vol I, 1899.

— The Embryosac of Peperomia. Ann. of Bot., XV., 1901.

— Studies on the Araceae. Ann. of Bot., 14, 1900; 17, 1903; 19, 1905.

— The Embryosac of Pandanus. Bull.-Torr.-Bot.-Club, 36, 1909.

Cannon W. A., A morphological Study of the Flower and Embryo of Avena. Proc. Cal. Ac. Sci III[1] 1900.

Chamberlain C. J., Contribution to the Life History of Salix. Bot. Gaz., XXIII., 1897.

Chodat R. und Bernard Ch., Sur le sac embryonnaire de l'Helosis guyanensis. Journ. d. Bot., 14, 1900.

Chodat R., L'embryogénic de Parnassia palustris. Soc. phys. et d'hist. nat. XXI., 1906.

Chrysler M. A., The Structure and Relationship of the Potamogetonaceae and allied Families. Bot. Gaz., 44, 1907.

Clavk J., Beitrag zur Morphologie der *Commelinaceae*. Flora, 93, 1904.

Coker W. C., The Development of the Seed in Pontederiaceae. Bot. Gaz., 44, 1907.

Conard H. S., Note on the Embryo of Nymphaea. Science, 5, 1902.

Cook M. T., Development of the Embryosac and Embryo of Castalia odorata and Nymphaea advena. Bull. Torr. Bot. Club, 29, 1902.

— The development of Agrostemma Githago. Ohio Nat., III., 1903.

— The development of the Embryosac of Claytonia virginica. Ohio Nat., III., 1903.

— The Embryogeny of some Cuban Nymphaeaceae. Bot. Gaz., XLII., 1906.

Cook M. T., The Embryology of Rhizophora. Bull. of the Torr. Bot. Club. Vol 34, 1907.

— The Development of the Embryosac and Embryo of Potamogeton lucens. Bull. Torr. Bot. Club, XXXV, 1908.

— Notes on the Embryology of the Nymphaeaceae. Bot. Gaz., XLVIII., 1909.

Coulter J. M. and Chamberlain Ch. J., Morphology of Angiosperms. New-York und London 1903.

Coulter J. M., Contribution to the Life History of Lilium philadelphicum. Bot. Gaz., XXIII., 1897.

Dickson A., On the Embryogeny of Tropaeolum peregrinum and T. speciosum (Endl. and Popp) Trans. Roy. Soc. Edinburg, 27, 1876.

Dop P., Sur le développement de l'ovule des Asclepiadacées. Compt. rend. Paris 1902.

— Sur l'ovule et la fécondation des Asclepiadacées. Compt. rend. Paris 1903.

Ducamp L., Recherche sur l'embryogénie des Araliacées. Ann. te. Nat. Bot., VIII., 15, 1902.

Eichinger A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Adoxa* und *Chrysosplenium*. Mitteilgen. Bayr. Bot. Ges., 2, 1907.

— Beitrag zur Kenntnis und systematische Stellung der Gattung *Parnassia*. Beihefte z. Bot. Centr., 23/2, 1908.

Eichler K., Über die doppelte Befruchtung bei *Tragopogon*. Sitzungsber. d. Akad. Wiss. Wien, math. natw. Klasse CXV., Abt. 1, 1906.

Elst Van der, P., Bijdrage tot de Kennis van de Zaadknopontwikkeling. Diss. Utrecht.

Engler A. u. Prantl C., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1887—1909.

Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 5. Aufl., Berlin, 1905.

Endriss W., Monographie von *Pilostyles Ingae*. Flora, XCI, 1902.

Ernst A. und Bernard Ch., Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* Miq und *Thismia Versteegii* Sm. Ann. Jard. Bot. Buit., XXIV., 29, Vol IX., 1911.

— — Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis*. Ann. Jard. Bot. Buit., 2, XI, 1912.

— — Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* und *Burmannia Championii*. Ann. Jard. Bot. Buit. (XXV.), X., 1912.

— und Schmid E., Embryosackentwicklung und Befruchtung bei Rafflesia Patma. Ber. d. d. bot. Gesellsch., XXVII, 1909.

— Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosacks und des Embryo von *Tulipa Gesneriana*. Flora, 88, 1901.

— Apogamie bei Burmannia coelestis Don. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 27, 1909.

Faber F. C., Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. Ann. Jard. Bot. Buit., XXV., 2, Vol X., 1912.

Ferraris F., Ricerche embriologiche sulle Jridaceae. Ann. Jst. bot. Roma, IX., 1902.

Frye T. C., A morphological Study of certain Aselepiadaceae. Bot. Gaz., XXXIV., 1902.

— The embryosac of Casuarina stricta. Bot. Gaz., XXXVI., 1903.

Furlani H., Zur Embryologie von *Colchicum autumnale*. Öst. bot. Zeit. LVIII., 1904.

Geerts J. M., Beiträge zur Kenntnis der Cyteologie und der partiellen Sterilität. Rec. Trav. bot. Neérland von Denothera, V., 1909.

Gibbs L., Notes on the Development of Seeds in Alsinoideae. Ann. of Bot., XXI., 1907.

Goebel K., Organographie der Pflanzen. 2. Teil, 1901.

Golinsky J., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Andröceums und Gynöceums der Gräser. Bot. Centr., 1893.

Gow J. E., Embryogeny of Arisaema triphyllum. Bot. Gaz., XLV., 1908.

— Studies in Araceae. Bot. Gaz., XLVI, 1908.

Guérin P., Développement de la graine de quelques Sapindacées. Journ. Bot., 15, 1901.

— La double fécondation. Journ. Bot., 15, 1901.

— Sur le sac embryonnaire. Journ. d. Bot., XVII, 1903.

Guignard L., Recherches sur l'embryogénie des Léguminenses. Ann. Sci Nat. Bot., VI., T. 12, 1881.

— Observations sur les Santalacées. Ann. Sci. Nat Bot., VII., 1885.

— Sur la polinisation et ses effets chez les Orchidées. Ann. Sci Nat. Bot. T. IV., 1886.

— La double fécondation dans le Najas major. Journ. Bot., 15, 1901.

— La double fécondation chez les Renonculacées. Journ. Bot., 15, 1901.

— La double fécondation dans le Mais. Journ. de Bot., 15, 1901.

— Journ. d. Bot., 1903.

— Sur la double fécondation chez les Solanées et les Gentianées. Compt, rend. Paris, 1901.

— La double fécondation chez les Solanées. Journ. Bot., 16, 1902.

— La double fécondation chez les Crucifères. Journ. Bot., 16, 1902.

— La double fécondation chez les Malvacées. Journ. de Bot., 18, 1904.

— La formation et le développement de l'embryon chez l'Hypecoum.

Hague St. M., A morphological Study of Diospyros virginiana. Bot. Gaz. LII., 1911.

Hall J. G., An Embryological Study of Limnocharis emarginata. Bot. Gaz., XXXIII., 1902.

Hammond H. S., The Embryology of Oxalis cornuta. Ohio Nat., VIII, 1908.

Hegelmaier F., Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dicotyledoner Keime. Stuttgart, 1878.

— Über aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dikotyledonenkeimträger. Bot. Zeit., 38, 1880.

— Untersuchungen über die Morphologie des Dicotylenendosperms. Nova Acta Ac. Caes. Leop.-Car. Acad., 49, 1885.

— Über partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsackes. Ber. Deutsch. bot. Ges., 9, 1891.

Heinricher E., Notiz über die Keimung von *Thesium.* Ber. d. deutsch. bot. Ges., 17.

Herms W. B., Contribution to the Life-History of Asimina triloba. Ohio Nat. 8, 1907.

Himmelbauer W., Eine blütenmorphologische und embryologische Studie über *Datisca cannabina.* Sitzgsber. d. Akad. der Wiss., CXVIII., 1909.

— Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von *Ribes pallidum.* Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anstalten, XXIX., 1911.

Hofmeister W., Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Pringsheims Jahrbuch f. wissensch. Bot., 1, 1858.

— Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen I Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellenteilung wachsendem Endosperm. Abt. d. mathem.-phys. Cl. Sächs. Ges. d. Wiss., 4, 1859.

— Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II Monokotyledonen. Abhdlgen d. mathem.-phys. Cl. sächs. Ges. d. Wiss., 5, 1861.

Holferty G. M., Ovule and Embryo of Potamogeton natans. Bot. Gaz., XXXI., 1901.

D'Hubert E., Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. Sci Nat. Bot., VIII., T. 2, 1896.

Humphrey J. E., The Development of the Seed in Scitamineae. Ann. of Bot. 10, 1896.

Jaensch O., Beiträge zur Embryologie von *Ardisia.* Diss. Breslau 1906.

Johnson D. S., The Nursing of the Embryo and some other points in Myzodendron punctulatum. Ann. of Bot., 3, 1889.

— On the Endosperm and Embryo of Peperomia pellucida. Bot. Gaz., XXX., 1900.

— On the Development of Saururus cernuus. Bull. Torr. Bot. Club, 27, 1900.

— On the Development of certain Piperaceae. Bot. Gaz., XXXIV., 1902.

— The Seeddevelopment in the Piperales and its Bearing on the Relationship. The John Hopkins Univ. Circ. Nr. 178, 1905.

— Studies in the Development of the Piperaceae. Journ. of Experim. Zoology, Vol IX., 1910.

Johnson D. S., A new Type of Embryosac in Peperomia. The John Hopkins Univ. Circ. 1907.

Johow F., Die chlorophylfreien Humusbewohner West-Indiens. Jahrb. für wiss. Bot., XVI., 1885.

— Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. für wiss. Bot., XX., 1889.

Juel H. O., Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. Beihefte z. bot. Zentralblatt, XIII., 1902.

— Studien über die Entwicklung von *Saxifraga granulata*. Nov. Acta Reg. Soc. Upsal, 4, I., 1907.

— Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. Nov. Act. Soc. Sci Ups., 2, 1911.

Koch L., Untersuchungen über die Entwicklung der *Crassulaceae*. Verhdlg. d. Naturhist. med. Vereins zu Heidelberg, I., 1876.

— Über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. Jahrb. für wiss. Bot., XI., 1878.

— Die Entwicklung des Samens von *Monotropa Hypopitys*. Jahrb. für wiss. Bot., XIII., 1882.

Körnicke M., Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum* mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Verhdlgen. d. Naturhist. Vereins der preußischen Rheinlande, 53, 1896.

Lagerberg T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatelina*. Kgl. Svensk. Vet. Ak. Handl., 44, Nr. 4, 1909.

Land W. J. G., Double fertilization in Compositae. Bot. Gaz., XXX., 1900.

Lang F. X., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von *Polypompholix* und *Biblis gigantea*. Flora, 88, 1901.

Laurent M., Sur le développement de l'embryon des Joncées. C. R., 137, 1903.

— Recherches sur le Développement des Joncées. Ann. Sci. Nat. Bot., VIII., T. 19, 1904.

Leavitt R., Notes on the Embryology of some N. England Orchids. Rhodora, III., 1901.

Leidicke J. W., Beiträge zur Embryologie von *Tropaeolum majus*. Diss. Breslau, 1903.

Lewis, Notes on the Development of Phytolacca decandra. Contr. Bot. Lab. of the John, Hopkins Univ., 1905.

Lloyd F. E., The comparative Embryology of the Rubiaceae. Bull. Torr. Bot. Club, 28, 1899.

— The comparative Embryology of the Rubiaceae. Mem. Torr. Bot. Club, VIII., 1902.

Lotsy J. P., Rhopalocnemis phalloides. A morphological systematical Study. Ann. Jard. Bot. Buit., XVII/II., 1901.

— Balanophora globosa Jungh. Eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. Ann. Jard. Bot. d. Buit., XVI/II., 1900.

— Vorträge über botanische Stammesgeschichte. 3, 1. T. 1911-

Longo B., La nutritione dell' embrione. Rendic. Acc. Lincei, 1903.

— Nuove ricerche sulla nutrizione dell' embrione vegetale. Real. Acc d. Lincci, 1907.

Lyon F. M., Observations on the Embryogeny of Nelumbo. Minn. Bot. Stud., 2, 1901.

Malte M. O., Embryologiska undersökningar öfver Mercurialis annua. Diss. Lund, 1910.

Matthiesen F., Beiträge zur Kenntnis der Podostemonaceen. Bibliotheca botanica, Heft 68, 1908.

Merell W. D., A Contribution to the Life-History of Silphium. Bot. Gaz., XXIX., 1900.

Merz, Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularieen. Flora, 84, Ergänzungsbd. zu 1897.

Meyer K., Untersuchungen über *Thismia Clandestina*. Bull. Soc. Imp. d. Natura lides Moscon 1909.

Modilewsky J., Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora, 98, 1908.

— Zur Embryobildung von *Euphorbia procera* Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXVII., 1909.

— Zur Embryobildung von einigen Onagraceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXVII, 1909.

— Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXVIII., 1910.

— Über die anormale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia pallustris* L. und andern Euphorbiaceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 29, 1911.

— Zur Embryobildung der Gattung *Gunnera chilensis*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 26, 1908.

Mottier D. M., On the Development of the Embryosac of Arisaema triphyllum. Bot. Gaz., XVII., 1892.

— On the Embryosac and Embryo of Senecio aurea. Bot. Gaz., XVIII., 1893.

— Contribution to the Embryology of the Ranunculaceae. Bot. Gaz., XX., 1895.

Murbeck S., Über das Verhalten des Pollenschlauchs bei *Alchemilla arvensis* und das Wesen der Chalazogamie. Lunds. Univ. Årsskr., 38, 1902.

Murbeck S., Über die Embryologie von *Ruppia rostellata*, Koch. Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handl., XXXVI., 1902.

Nawaschin S., Zur Entwicklungsgeschichte der chalazogamen *Corylus Avellana*. Bull. de l'Acad. Imp. d. Scienc. d. St. Pétersbourg, X., 1899.

— Über die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 18, 1900.

Nicolasi Roncati F., La formazione dell endosperma nell' Anona. Atti Ac. Sc. Nat. Catania, 1903.

— Sviluppo dell' ovulo e del seme nelle Anona Cherimelia Mill. Atti Accad. Giocnia Sci Nat. Catania (4), 18, 1905.

Oliver F. W., On the Structure, Development, and Affinities of Trapella, A new Genus of Pedalineae. Ann. of Bot., Vol II, 1888.

— On Sarcodes sanguinea. Ann of Bot., Vol IV, 1890.

Osterwalder A., Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. Flora, 85, 1898.

— Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landwirtschaftl. Jahrbücher, XXXIX., 1910.

Overton J. B., Parthenogenesis in Thalictrum purpurascens. Bot. Gaz., XXXIII., 1902.

Pace L., Fertilization in Cypripedium. Bot. Gaz., XLIV., 1907.

— The Gametophyte of Calopogon. Bot. Gaz., XLVIII., 1909.

— Parnassia and some allied Genera. Bot. Gaz., XIV., 1912.

Péchoutre M. F., Développement du tégument de l'ovule et de la graine du Geum urbanum. Journ. de Bot., 15, 1901.

— Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann Sci. Nat. Bot., VIII., T. 16, 1902.

Péltrisot C., Développement et structure de la graine chez les Ericacées. Journ. de Bot., 18, 1904.

Pfeiffer, The morphology of Leitneria Floridana. Bot. Gaz., LIII., 1912.

Perrot E. und Guérin P., Les Didiera de Madagasker. Journ. de Bot., 17, 1903.

Prohaska K., Der Embryosack und die Endospermbildung in der Gattung *Daphne*. Bot. Zeit., 1883.

Reed H. S., The Development of the Makrosporangium of Yucca filamentosa. Bot. Gaz. XXXV., 1903.

Riddle L., The Embryology of Alyssum. Bot. Gaz., XXVI., 1898.

— Dévelopment of the Embryosac and Embryo of Staphylea trifoliata. Ohio Nat., 1905.

— Dévelopment of the Embryosac etc. of Betrachium. Ohio Nat. V., 1905.

Rosendahl C., Embryosac Dévelopment and Embryo of Symplocarpus foetidus. Minn. Bot. Stud., 4, 1909.

Rosenberg O., Über die Embryologie von *Zostera marina*. Bih. Svensk. Vet. Ak. Handl., XXVII., 1901.

Rombach S., Die Entwicklung der Samenknospe bei den *Crassulaceae*. Rec. d. Trav. Bot. Neérl., Vol VIII., 1911.

Saxton W. T., On the Dévelopment of the Ovule and Embryosac of Cassia tomentosa. Trans South Afr. phil. Soc. XVIII., 1907.

Schadowsky, Beiträge zur Embryologie der Gattung *Epirrhizanthes*. Biol. Zeitschr., Moskau, II.

Schaffner J. H., The Embryosac of Alisma Plantags. Bot. Gaz., XX., 1896.

— Contributions to the Life-History of Sagittaria variabilis. Bot. Gaz., XXIII., 1897.

— The Development of the Stamens and Carpels of Typha latifolia. Bot. Gaz., XXIV., 1897.

Schaffner Mabel. Contributions of the Stepherds Purse. Contrib from the Bot. Lab. of the Ohio State university, XXV.

Schmid E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. Beihefte z. bot. Centr., XX., 1906.

Schnegg H., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. Flora, 90, 1902.

Schweiger J., Beiträge zur Kenntnis der Samen der *Euphorbiaceae*. Flora, 94, 1905.

Seaton S., The Development of the Embryosac of Nymphaea advena. Bull. Torr. Bot. Club, 35, 1908.

Sharp L., The Embryosac of Physostegia. Bot. Gaz., LII., 1911.

— The Orchid Embryosac. Bot. Gaz., Vol LIV., 1912.

Shibata K., Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa*. Biol. Zentralbl. 22, 1902.

— Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora*. Flora, 90, 1902.

Shoemaker D. N., On the Development of Hamamelis virginiana. Bot. Gaz., XXXIX., 1905.

Shreve E., The Development and Anatomy of Sarracenia purpurea. Bot. Gaz., XLII., 1906.

Smith R. W., A Contribution to the Life-History of the Pontederiaceae. Bot. Gaz., XXV., 1898.

— A Contribution of the Life-History of the Pontederiaceae. Bot. Gaz., XLV., 1908.

— Endosperm of Pontederiaceae. Bot. Gaz., XLV., 1908.

— The floral Development and Embryogen of Eriocaulon septangulare. Bot. Gaz., XLIX., 1910.

— Structure and Parasitism of Aphyllum uniflorum. Am. bot.

Soltwedel F., Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. Jen. Zeit f. Naturw., 15, 1882.

Stevens, The morphology of the seed of Buckwheat. Bot. Gaz., LIII., 1912.

Strasburger E., Über Befruchtung und Zellteilung. Jen. Zeitschr. f. Med. und Naturw., 1877.

— Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus. Bot. Zeit. 1880.

— Über Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.

— Die Angiospermen und Gymnospermen. Jena 1881.

— Zu *Santalum* und *Daphne*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1885.

— Beiträge zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. für wissensch. Bot., XXXVII., 1902.

Surface, Life Hist. of Sanguisorba Canadensis. The Ohio Nat. Vol. VI, 1905.

Strasburger E., Die Samenanlagen von Drimys Winteri und die Endospermbildung bei Angiospermen. Flora, 95, 1905.

— Histologische Beiträge. Jena 1909.

Svedelius N., On the Life-History of Enalus acoroides. Ann. Roy. Bot. Gard. Paradenya, II., 1904.

Tannert P., Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von *Avena*. Diss. Zürich, 1905.

Tassi F., Sulla struttura dell' ovulo dell' Hydromistria stolonifer G F. W. Ney. Bull. lab. ed. orto bot. Siena. III., 1900.

Tieghem Van., Structure de l'ovule et direction de l'embryon dans la graine des Acanthécs. Journ. Bot., 21, 1908.

Tillmann O. J., The Embryosac and Embryo of Cucumis. Ohio Nat., VI., 1906.

Tischler G., Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cara*. Verhandlgen. d. nat. med. Vereins zu Heidelberg, 6, 1900.

— Über Embryosackobliteration bei Bastardpflanzen. Beih. z. bot. Zentralblatt, XV., 1903.

Treub M. und Mellink J., Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. Arch. Neérland, XV., 1880.

— Ann. Sci. Nat. Bot., VI. T. 13, 1882.

— Observations sur les Loranthacées. Ann. Jard., Bot. Buit., T. III., 1883, p. 1 und 184.

— Note sur l'embryo, le sac embryonnaire et l'ovule. Ann. Jard. Bot. Buit., III., 1883.

— Note sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. Ann. d. Jard. Bot. Buit., IV., 1884.

— Notes sur l'embryon le sac embryonnaire et l'ovule. Ann. Jard. Buit. II., 1885.

Treub M., Observations sur les Loranthacées. Ann. Jard. Bot. Buit.. II., 1885.

— L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata. Ann. Jard. Bot. Buit., XV., 1898.

— Le sac embryonnaire et l'embryon dans les Angiospermes. Ann. Jard. Bot. Buit., (XXIV.), II. Sér., IX., 1911.

Tulasne L., Nouvelles études d'embryogénie végétale. Ann. Sci. Nat. Bot., III., T. XII., 1849.

Vesque J., Développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. Sci. Nat. Bot., VI., T. 6, 1878.

— Nouvelles récherches sur le dévelopement du sac embryonnaire des Phanérogames. Ann. Sci Nat. Bot., VI., T. 8, 1879.

Voigt A., Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Samen mit ruminiertem Endosperm aus den Familien der Palmen, Myristiaceen und Anonaceen. Ann. Jard. Bot. Buit., VII., 1888.

Ward H., Marshall On the Embryosac and Development of Gymnadenia conopea. Quart. Journ. Micr. Sci., XX., 1880.

Warming E., De l'ovule. Ann. Sc. Nat. Bot. VI., T. 5, 1878.

— Familien Podostemaceae. Mem. de l'Acad. Dan 6. Sev. T. II., 1881, 1882, 1888, T. VII., 1891.

Went F. A., F. C., Forme du sac embryonnaire des Rosacées. Ann. Sci Nat. Bot., VII., T. 6, 1887.

— The Dévelopment of the Ovule, Embryosac and Egg in Podostemaceae. Rec. d. trav. bot. Neérland., V., 1908.

Weberbauer A., Beiträge zur Samenanatomie der Nymphaeaceen. Englers bot. Jahrb., 1894.

Webb J. E., A morphological Study of the Flower and Embryo of Spiraea. Bot. Gaz., XXXIII., 1902.

Westermaier H., Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nova Acta Leop, 57, 1897.

Wettstein v. R., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien. 1911.

Wiegand K. M., The Development of the Embryosac in some Monocotyledonous plants. Bot. Gaz.. XXX., 1900.

Winkler H., Über Parthenogenie bei *Wikströmia*. Ber. d. bot. Ges., XXII., 1904.

Wirz H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila* spec. und von *Epirrhizanthes elongata*. Flora N. F., 1, 1910.

Worsdell W. C., On the Dévelopment of the Ovule of Christisonia, a Genus of the Orobanchaceae. Journ. of. Linn. Soc. Bot., XXX., 1895 bis 1897.

Wurdinger M., Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosacks von *Euphrasia Rostkoviana.* Denkschr., Wiener Akad., 85, 1910.

Wóycicki Z., Die Kerne in den Zellen der Suspensorfortsätze bei *Tropäolum majus.* Bull. Ac. Scienc. Cracovie, 1907.

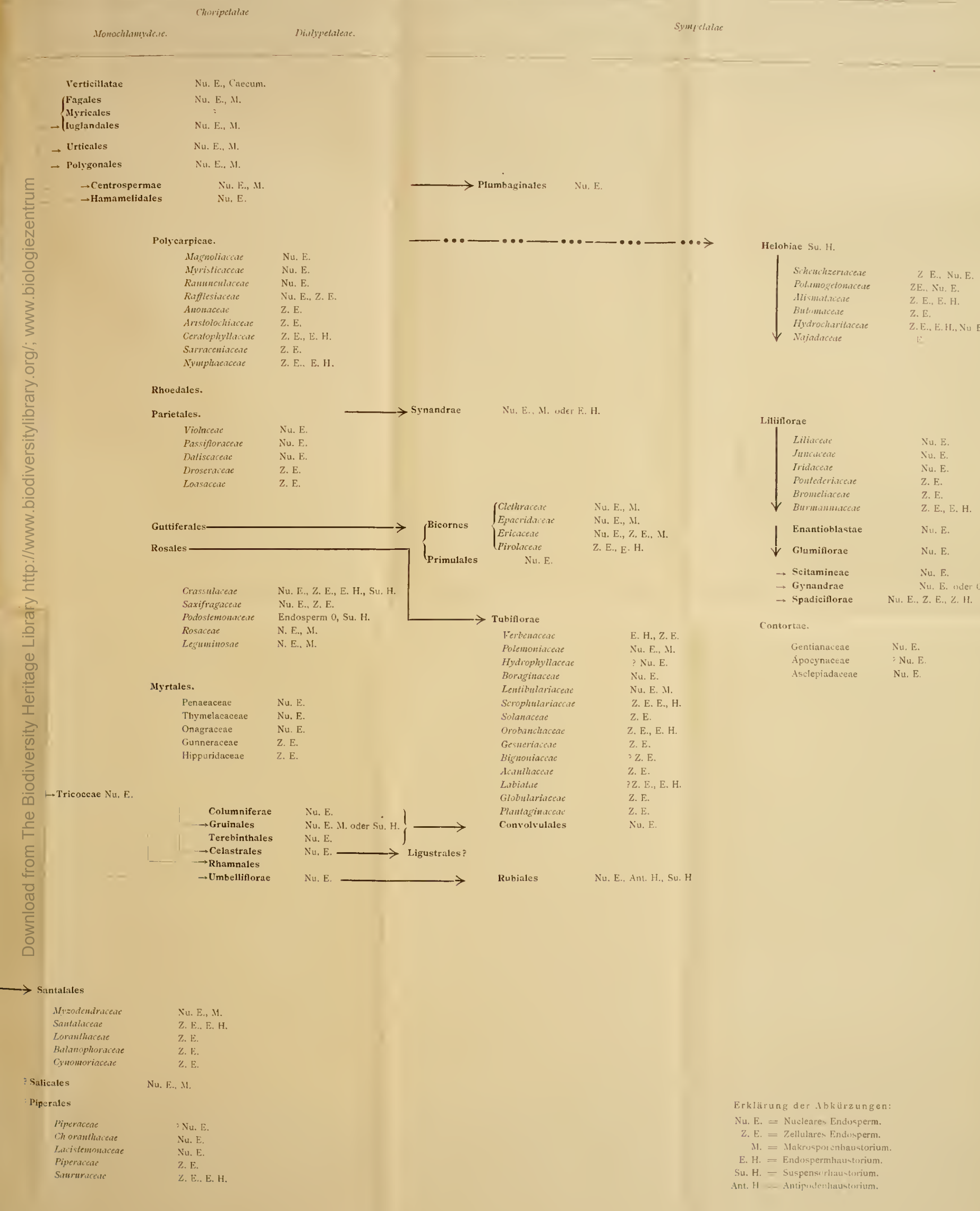
— Über den Bau des Embryosacks bei *Tropäolum majus.* l. c. 1907.

Wylie, The morphologie of Elodea canadensis. Bot. Gaz., XXXVI., 1904.

York H. H., The Embryo-sac and Embryo of Nelumbo. Ohio Nat. IV., 1904.

Young W. J., The Embryology of Melilotus alba. Proceed. of the Ind. Ac. of Sc. 1905.





Zu Seite 577
Dicotyledones.
Monocotyledones.
Choripetalae
Monochlamydeae.
Dialypetaleae.
Sympetalae
Verticillatae Nu. E., Caecum.
Fagales Nu. E., M.
Myricales ?
Iuglandales Nu. E., M.
Urticales Nu. E., M.
Polygonales Nu. E., M.
Centrospermae Nu. E., M.
Hamamelidales Nu. E.
Plumbaginales Nu. E.
Polycarpicae.
Magnoliaceae Nu. E.
Myristicaceae Nu. E.
Ranunculaceae Nu. E.
Rafflesiaceae Nu. E., Z. E.
Anonaceae Z. E.
Aristolochiaceae Z. E.
Ceratophyllaceae Z. E., E. H.
Sarraceniaceae Z. E.
Nymphaeaceae Z. E., E. H.
Helobiae Su. H.
Scheuchzeriaceae Z. E., Nu. E.
Potamogetonaceae ZE., Nu. E.
Alismataceae Z. E., E. H.
Butomaceae Z. E.
Hydrocharitaceae Z. E., E. H., Nu E.
Najadaceae E.
Rhoedales.
Parietales.
Synandrae Nu. E., M. oder E. H.
Violaceae Nu. E.
Passifloraceae Nu. E.
Datiscaceae Nu. E.
Droseraceae Z. E.
Loasaceae Z. E.
Liliiflorae
Liliaceae Nu. E.
Juncaceae Nu. E.
Iridaceae Nu. E.
Pontederiaceae Z. E.
Bromeliaceae Z. E.
Burmanniaceae Z. E., E. H.
Guttiferales
Rosales
Bicornes
Primulales Nu. E.
Clethraceae Nu. E., M.
Epacridaceae Nu. E., M.
Ericaceae Nu. E., Z. E., M.
Pirolaceae Z. E., E. H.
Enantioblastae Nu. E.
Glumiflorae Nu. E.
Scitamineae Nu. E.
Gynandrae Nu. E. oder 0.
Spadiciflorae Nu. E., Z. E., Z. H.
Crassulaceae Nu. E., Z. E., E. H., Su. H.
Saxifragaceae Nu. E., Z. E.
Podostemonaceae Endosperm 0, Su. H.
Rosaceae N. E., M.
Leguminosae N. E., M.
Tubiflorae
Verbenaceae E. H., Z. E.
Polemoniaceae Nu. E., M.
Hydrophyllaceae ? Nu. E.
Boraginaceae Nu. E.
Lentibulariaceae Nu. E. M.
Scrophulariaceae Z. E. E., H.
Solanaceae Z. E.
Orobanchaceae Z. E., E. H.
Gesneriaceae Z. E.
Bignoniaceae ? Z. E.
Acanthaceae Z. E.
Labiatae ?Z. E., E. H.
Globulariaceae Z. E.
Plantaginaceae Z. E.
Convolvulales Nu. E.
Contortae.
Gentianaceae Nu. E.
Apocynaceae ? Nu. E.
Asclepiadaceae Nu. E.
Myrtales.
Penaeaceae Nu. E.
Thymelaeaceae Nu. E.
Onagraceae Nu. E.
Gunneraceae Z. E.
Hippuridaceae Z. E.
Tricoccae Nu. E.
Columniferae Nu. E.
Gruinales Nu. E. M. oder Su. H.
Terebinthales Nu. E.
Celastrales Nu. E.
Ligustrales?
Rhamnales
Umbelliflorae Nu. E.
Rubiales Nu. E., Ant. H., Su. H
Santalales
Myzodendraceae Nu. E., M.
Santalaceae Z. E., E. H.
Loranthaceae Z. E.
Balanophoraceae Z. E.
Cynomoriaceae Z. E.
? Salicales Nu. E., M.
? Piperales
Piperaceae ? Nu. E.
Chloranthaceae Nu. E.
Lacistemonaceae Nu. E.
Piperaceae Z. E.
Saururaceae Z. E., E. H.
Erklärung der Abkürzungen:
Nu. E. = Nucleares Endosperm.
Z. E. = Zellulares Endosperm.
M. = Makrosporenhaustorium.
E. H. = Endospermhaustorium.
Su. H. = Suspensorhaustorium.
Ant. H = Antipodenhaustorium.